Marc Louis Augé

ÉVOLUTION

Rien ne change pour que tout change



LE LYS BLEU

Marc Louis Augé

Évolution

Rien ne change pour que tout change

Essai

LE LYS BLEU

© Le Lys Bleu Éditions, Paris, 2025

www.lysbleueditions.com
contact@lysbleueditions.com

ISBN : 979-10-437-0081-1

Introduction

L'argument du dessein et la réalité de l'évolution

L'explication scientifique de l'évolution change vraiment de dimension avec les travaux de Charles Darwin et d'Alfred Russel Wallace, au milieu du dix-neuvième siècle. Leurs idées, très proches, reposent sur la notion d'ancêtre commun, ce qui ouvre la voie à l'étude de la généalogie des êtres vivants et de leur histoire. Avant eux, Jean Baptiste de Lamarck peut être crédité de la première formulation d'une théorie scientifique de l'évolution. Dans son livre *Philosophie Zoologique* (1809), il avance que les formes vivantes ne sont pas immuables mais sujettes aux variations. Les organismes montrent une tendance vers l'amélioration, avec un mécanisme qui rend compte de ces changements, la transmission des caractères acquis qui désigne le passage aux descendants de caractéristiques acquises au cours de la vie des individus. Darwin reprend à son compte la variabilité du vivant et il montre aussi que si les espèces dérivent d'une forme ancestrale, l'évolution est une réalité indiscutable.

Darwin conçoit l'évolution comme un arbre montrant les parentés entre espèces qui sont connectées par des branchements correspondant à des ancêtres communs. La théorie de la sélection naturelle vient comme une explication aux changements qui affectent les espèces et plus largement comme une explication de la diversité biologique. Les opposants à ces thèses, recrutés principalement dans la sphère religieuse, n'acceptent pas le fait de l'évolution, ils affirment que la naissance de chaque espèce est un événement unique et isolé, miraculeux en quelque sorte, chaque organisme apparaît indépendamment des autres êtres vivants, il s'agit d'une création. La formulation de ce qui se présente comme des idées ne varie guère depuis l'argument du dessein de William Paley jusqu'à « *l'intelligent design* » des créationnistes actuels qui tous s'échinent à donner une apparence de rationalité à ce qui ne sera jamais que des croyances. Le pouvoir de l'argument du dessein tient certainement dans sa simplicité : un badaud remarque une montre perdue sur le bord d'un chemin. Cette seule présence implique l'existence d'un horloger. C'est l'essence même de la démonstration

produite par William Paley (1836), l'archidiacre de Carlisle dans sa *Théologie Naturelle*, argument inchangé et inlassablement ressassé. L'existence d'un objet de structure complexe suppose l'intervention d'un architecte concepteur de cet objet. Jamais celui qui voit une montre n'attribuera sa présence à l'assemblage spontané de pièces mécaniques dans une configuration permettant à cet objet de lui indiquer l'heure. La suite du raisonnement est prévisible : les organismes sont des entités complexes, formées d'organes dont l'intégration ne peut être l'œuvre du hasard. Dès lors, W. Paley n'a plus qu'à dérouler son analogie : il est inconcevable d'imaginer une organisation spontanée des êtres vivants et leur complexité exige l'intervention d'un maxi-horloger, le créateur intelligent.

Il existe des critiques « internes » à cette façon de concevoir la nature divine. Thomas Hobbes dans le *Léviathan* (1651) entreprend de circonscrire les attributs de dieu et, pour lui, il n'y en a qu'un seul pour comprendre sa nature : c'est *Je Suis*. Il ajoute : « s'agissant de choses qui dépendent des causes naturelles, on ne peut les lui attribuer. » Une conclusion s'impose alors : si l'on écoute Hobbes, rendre dieu humain comme le fait W. Paley n'aboutit qu'à nier sa nature divine. Blaise Pascal (1670) ne dit rien d'autre dans ses pensées : « J'ai souhaité cent fois que, si dieu soutient la nature, elle le marquât sans équivoque ; et que, si les marques qu'elle en donne sont trompeuses, elle les supprimât tout à fait ; qu'elle dit tout ou rien, afin que je visse quel parti je dois suivre. »

La publication par Darwin en 1859 de *l'Origine des espèces* doit être considérée comme une attaque frontale des idées de l'archidiacre Paley. Les organismes qui se succèdent depuis l'origine de la vie jusqu'à l'époque présente sont liés par une relation d'ancêtre à descendant, exprimée dans la hiérarchie linnéenne. Un des premiers buts de la théorie de l'évolution a été d'établir cette hiérarchie et d'en faire admettre le principe. Il est aussi crucial de saisir que les deux théories (créationnisme et celle de l'ancêtre commun) amènent à des prédictions entièrement distinctes au sujet de l'organisation des êtres vivants. L'objet d'une création divine est un sujet isolé, nommé par dieu indépendamment de ses autres créations, comme spécifié dans la genèse, sauf à convoquer un « dieu darwinien ».

L'étude de l'organisation du vivant disqualifie définitivement la théorie de la création. En d'autres termes, elle expose la réalité de l'évolution. De nombreux arguments, dont certains déjà formulés par Darwin, constituent des preuves de l'évolution. Je me contenterai d'en évoquer brièvement quelques-unes, de nombreux auteurs les ont développées et elles sont exposées dans une multitude d'ouvrages (e. g. Ridley, 1993 ; Baum & Smith, 2013 ; David & Samadi, 2011). Ainsi, seule l'existence d'un ancêtre commun peut expliquer

la présence des mêmes structures chez des organismes **phylogénétiquement** très éloignés et de complexité très disparate. Il est possible de prétendre que ces structures sont les mêmes parce qu'elles servent les mêmes fonctions mais c'est loin d'être toujours le cas : un exemple classique vient de l'arrangement des os dans le membre antérieur des mammifères tels l'homme, le dauphin, la chauve-souris ou le cheval. La fonction du membre diffère, la forme des os aussi mais leur succession et la place des articulations ne varient pas alors qu'ils servent soit à la nage, au vol ou à la marche. Ces faits s'expliquent aisément dans le cadre d'un ancêtre commun, pas dans celui d'une création isolée. L'existence de membres vestigiaux, sans aucune fonction ou avec des fonctions détournées, chez la baleine, les serpents ou des lézards apodes comme l'orvet ou les amphisbaenes ne peut se comprendre que si ces animaux ont un ancêtre muni de membres. Une discipline maintenant délaissée, l'anatomie comparée des vertébrés, procure ainsi d'innombrables cas semblables.

(N B : la signification des mots en gras est détaillée dans l'index)

Les organismes, plus ou moins complexes, sont le résultat d'une histoire, d'une évolution qui se déploie sur des milliards d'années. Elle débute peu après la naissance de la terre, il y a près de 4 milliards d'années, comme l'a montré la paléontologie, avec l'apparition de particules auto-réplicantes dont la composition et les propriétés dérivent directement du milieu physico-chimique ambiant. La théorie de l'évolution recherche aussi les modalités et les causes de cette succession et des changements associés, autrement dit les mécanismes sous-jacents à l'histoire de la vie, en complète rupture avec l'avènement miraculeux des êtres vivants. Les entités biologiques apparaissent à la suite de phénomènes enracinés dans la nature. L'évolution est l'expression de causes naturelles, ancrées dans ce monde et seulement dans ce monde, l'au-delà n'est plus nécessaire ni invoqué et la pensée dépasse la croyance.

Descendance avec modifications

À travers la complexité du vivant et des relations étroites entre les processus biologiques, peut-on dégager une définition claire de l'évolution ? Cette question, certainement importante, est rarement posée. Tëmkin & Eldridge (2015) proposent de reprendre la formulation de Darwin : « descendance avec modification ». Ce n'est qu'une observation banale, la filiation produit des enfants différents des parents. Le génie de Darwin et avant lui de Lamarck a été de transposer ces variations particulières et à vrai dire de peu d'ampleur, à tout le domaine du vivant. Ce sont elles qui au final expliquent la diversité de la vie, la variété des organismes comme l'indique le

titre choisi par Darwin *l'origine des espèces*. Mais comment passer de variations infimes à la diversité du vivant ? Lamarck avance la théorie de l'hérédité des caractères acquis, largement discréditée depuis mais qui paraît connaître une sorte de renaissance avec la découverte (ou plutôt la redécouverte) des changements **épigénétiques**, i. e. de modifications transmissibles et d'origine non génétique (e. g. Bonduriansky & Day, 2018). Darwin propose la sélection naturelle, sa réalité ne peut plus être discutée, que ce soit au niveau génétique ou du **phénotype**, elle explique pleinement les adaptations, spectaculaires (comme le cou de la girafe) ou non. Pour autant, explique-t-elle la diversité du vivant ou, pour cerner le problème, l'origine des espèces ? Je pense qu'il n'y a pas, aujourd'hui, de réponse claire à cette question qui rejoint celle de la spéciation et de la définition des espèces ou bien celle des rapports entre micro- et macroévolution. Je donne ici la traduction d'un texte fondateur de la Synthèse Moderne de l'évolution (Huxley, 1942 ; Provine & Mayr, 1980) : « Nous acceptons deux conclusions : l'évolution graduelle peut être expliquée en termes de changements génétiques (**mutations** et **recombinaisons**) et leur tri par la sélection naturelle. Ensuite, l'évolution, telle qu'observée, particulièrement la macroévolution ou la spéciation peut être expliquée d'une manière compatible avec les mécanismes génétiques connus » (cité in Gould, 1982 et Gontier, 2015). Ce texte me paraît révélateur car il n'est pas dit que les mécanismes génétiques connus, soumis à la sélection naturelle, expliquent la macroévolution ou la spéciation mais qu'ils sont compatibles avec d'éventuelles autres explications.

Après les premières intuitions de Lamark (1809), Darwin jette les bases d'une théorie établie sur l'observation de la nature, amenant des propositions vérifiables et réfutables pour qui veut s'en donner la peine, ceci grâce au mécanisme de la sélection naturelle responsable de l'adaptation des organismes. Les individus (entités évolutives) possèdent deux caractéristiques cruciales : 1 – Ils interagissent avec d'autres entités (compétition, échanges trophiques, mutualisme) et ils échangent de la matière et de l'énergie avec le monde physique. 2 – Ils se répliquent, avec transmission de l'information héréditaire, essentiellement sous forme de matériel génétique. La sélection naturelle intègre ces deux processus au sein des organismes : interactions et pressions écologiques (compétition dans le sens darwinien) et transmission des variations génétiques parmi lesquelles certaines, avantageuses, seront retenues et d'autres non (i. e. sélection) par le jeu des processus écologiques.

On distingue ici une première difficulté dans la construction de la théorie : les entités transmises (les gènes en premier lieu) ne sont pas directement soumises aux interactions avec le milieu extérieur (si l'on excepte

l'épigénétique). Un niveau intermédiaire s'intercale entre les deux, le phénotype avec l'individu qui agit dans le milieu, qui doit survivre et transmettre ses gènes, et cela mieux que ses voisins, si possible (c'est l'essence de la **fitness**, le bras armé de la sélection naturelle, en quelque sorte). Voilà qui explique certainement la prépondérance des études centrées sur les gènes en évolution durant une bonne partie du siècle dernier. George Williams (1966) soutient que la sélection naturelle agit presque toujours sur un seul gène et s'élève vigoureusement contre toute autre forme de sélection, par exemple la sélection de groupe proposée par Wynne-Edwards (1962). Cette tendance culmine avec l'ouvrage de Richard Dawkins, *The selfish gene* (1976) dans lequel l'auteur affirme que la seule unité qui évolue est le gène, les organismes n'étant qu'un instrument, une sorte de véhicule passager servant à la propagation des gènes. Les recherches sur l'évolution sont alors dédiées (ou réduites) à l'observation et à la modélisation de la transmission des gènes, de leurs **allèles** et de leurs changements. La généalogie des gènes et des lignées devient centrale, masque les rapports des organismes avec leur milieu et prononce le divorce entre écologie et évolution (Serrelli & Tëmkin, 2016). Non seulement l'écologie s'efface du cadre de l'évolution mais aussi l'espèce car les variations continues et graduelles des gènes et de la morphologie des individus estompent peu à peu les contours de l'espèce en tant qu'entité stable ayant sa propre histoire (Eldredge, 2016), position encore tenue par une sorte d'arrière-garde généalogiste.

Des biologistes ont évidemment réagi parmi lesquels Theodosius Dobzhansky (1935 ; 1937), voir Miller III, 2016 au sujet du « problème de l'espèce », ils soulignent la réalité des différences (morphologiques) entre les espèces et de leur naissance après isolement géographique à partir d'une espèce ancestrale, thème repris et développé par Ernst Mayr et bien d'autres artisans de la synthèse moderne de l'évolution. Dans la seconde moitié du XXe siècle, la paléontologie s'empare du sujet et confirme de façon on ne peut plus claire la réalité de l'espèce (avec par exemple la notion de stase évolutive et l'affirmation de la macroévolution définie par Lieberman & Eldredge, 2014 comme l'étude des processus liés à l'apparition, l'extinction et la persistance des espèces). Dans certains cas, l'espèce est promue comme une unité darwinienne, avec le concept controversé de sélection des espèces qui, à vrai dire, n'a guère obtenu de supports ni empiriques ni théoriques (voir section paléobiologie, 2. 5). Certainement plus féconde est la recherche et la définition de tendances générales liées à la macroévolution mais aussi à la macroécologie (e. g. diversité, tendance vers une complexité croissante, taille des organismes, Newell, 1952 ; Sepkoski, 1978 ; McNamara, 1990 ; 2006 ; Mc Shea & Brandon, 2010 ; Tëmkin & Eldredge, 2015). De toute évidence,

ces tendances appellent des explications qui sortent du cadre de la génétique des populations et qui s'inscrivent dans les rapports des individus avec leur milieu, passé ou actuel.

Dans son livre *Tempo and Mode in Evolution* George Gaylard Simpson (1944) anticipe les relations controversées entre micro et macroévolution. Il oppose ceux qui soutiennent que les processus à l'œuvre lors de la différentiation des taxons ne sont que l'amplification de processus qui agissent aussi dans des populations potentiellement stables et ceux qui affirment que des facteurs de nature différente sont impliqués. Simpson (1944) écrit : « Ceci est lié au vieux mais toujours actuel problème de l'opposition entre micro- et macroévolution. » Énoncé surprenant, surtout lorsque Simpson, dès 1944, parle de vieux problème alors que son origine est le plus souvent associée à la formulation de la théorie des équilibres ponctués par Eldridge & Gould, 1972.

Un autre sujet de tension réside dans la supposée toute puissance de la sélection naturelle. Beaucoup d'aspects dans les changements évolutifs peuvent être compris sous son éclairage mais d'autres forces, non-adaptatives, agissent : les mutations, les recombinaisons et la dérive génétique, par exemple. Selon Lynch (2007), elles ne doivent pas être considérées comme des principes auxiliaires annexés à l'axe principal de la sélection. Leur rôle serait déterminant et fixerait les bornes de ce que peut ou ne peut pas la sélection. Le développement de modèles neutres, en génétique comme en écologie (Hubbell, 2001), permet d'évaluer l'influence respective de la sélection et de phénomènes aléatoires dans le processus de l'évolution. La fameuse controverse entre Sewall Wright et Ronald Fisher concrétise, en quelque sorte, cette opposition (voir 10. 1).

Dans cet essai, je crois avoir suivi deux fils conducteurs : peut-on comprendre la complexité des organismes, ou plutôt leur complexification au cours des périodes géologiques ? Comment l'énergie nécessaire à la vie est-elle distribuée et quels sont les contraintes, ou mieux les compromis (**trade-offs**) qui en découlent ? Une précision s'impose : si l'évolution peut être interprétée comme une tendance vers la complexification, il n'en résulte pas que les organismes d'organisation dite « simple » (e. g. les bactéries) s'effacent. Au contraire, la carrière des premiers occupants de la terre, qui remonte à près de 4 milliards d'années, s'est poursuivie sans interruption jusqu'à présent et les bactéries ont colonisé tous les organismes complexes apparus depuis. À la réflexion, cette organisation de l'évolution biologique qui conserve la plupart des formes primitives en même temps qu'elle produit des entités de plus en plus complexes semble peu compatible avec l'idée darwinienne de changements apportant des améliorations qui se transmettent à travers les générations. D'où une critique récurrente faite aux idées de

Darwin, qui seraient incapables d'expliquer l'étendue de la diversité biologique. Darwin répond avec le principe de divergence qui mène à la diversification des niches écologiques (voir 9. 1).

Aujourd'hui, les remises en cause des conceptions développées dans *l'Origine des Espèces* persistent et les tensions ne sont pas résolues. La remarquable défense par Futuyma (2015) des thèses classiques de la *Théorie Synthétique de l'Évolution* permet d'en approcher les enjeux et d'entrevoir l'étendue des controverses. J'ai tenté, dans cet essai, de revoir une partie de ces questions et de proposer quelques lignes directrices pour y répondre, notamment autour de la complexité et de la circulation de l'énergie.

Paléobiologie & Macroévolution

2. 1 « Cadre historique »

L'évolution biologique est un processus ancré dans le temps, un mouvement unidirectionnel, ou plus simplement une histoire dont le déroulement peut révéler des modalités évolutives échappant aux « néontologistes » (néontologiste est le terme favori employé par Stephen Jay Gould pour désigner les biologistes autres que paléontologues). Darwin (1859) l'a bien compris qui consacre deux chapitres de *l'Origine des espèces* à l'étude des fossiles. D'ailleurs, après son retour de voyage à bord du Beagle, il rejoint la Société Géologique de Londres de préférence aux Sociétés Linnéenne ou Zoologique.

Au XIXe siècle, seuls les fossiles étaient censés attester de l'évolution des organismes et de leur histoire. Pourtant les restes fossiles dont dispose Darwin le laissent perplexe et ne l'aideront pas dans la conception de sa théorie. Une observation s'impose alors : les formes de transition attendues entre les différents groupes d'animaux ne sont pas là et, à partir de ce constat, Darwin insiste sur l'état très incomplet des documents paléontologiques. L'image choisie par Darwin pour évoquer le registre fossile en témoigne : une série de livres écrits dans des dialectes différents dont on ne possède que le dernier volume et de celui-ci ne restent que quelques chapitres incomplets dont les pages effacées ne gardent, ici et là, que quelques fragments difficilement déchiffrables. Que dire de plus ?

Ce jugement aura une profonde influence sur la paléontologie qui se trouve en quelque sorte reléguée dans les rôles secondaires, comme celui de réunir l'album photographique de l'évolution. Cette posture peu coopérative des néontologistes envers la paléontologie persistera durant toute la première moitié du XXe siècle et, sans vraiment caricaturer, à cette époque l'attitude d'un généticien des populations envers un paléontologue assez entreprenant pour proposer une contribution à la théorie de l'évolution reviendrait à lui dire : « C'est très bien et maintenant, allez donc nous chercher un autre

fossile. » Pourtant des exceptions sont connues, au premier rang desquelles s'impose Simpson avec deux contributions majeures, *Tempo and mode in evolution* (1944) et *The major features of evolution* (1953). Il participera activement à l'aboutissement de la théorie synthétique de l'évolution dans les années 1950. L'école allemande se signale, elle aussi, avec la figure centrale de Schindewolf qui inspirera quelques-uns des acteurs les plus en vue de la prochaine « révolution paléobiologique ». Des paléontologistes allemands et autrichiens, dont Otto Jaekel et Othenio Abel s'efforcent de trouver des relations entre paléontologie et biologie et Abel officialise ces connexions en introduisant le terme de paléobiologie (Abel, 1911).

Le changement interviendra au tournant des années 1970, sous l'influence d'un groupe de paléontologues américains dont le leader est sans discussion Stephen Jay Gould. S'il fallait acter cette renaissance, une date s'impose, celle de la parution de l'article désormais fameux : « *Punctuated Equilibrium : An Alternative to Phyletic Gradualism* » (Eldredge et Gould, 1972). Cette étude et celles qui suivront (e. g. Gould et Eldredge, 1977 ; Gould, 1980 ; Raup et al., 1973) prennent clairement leurs distances avec l'orthodoxie darwinienne et cela dans deux directions. Gould et Eldredge affirment que l'histoire évolutive est une suite de longues périodes sans changements notables (stases ou équilibres), ponctuées par de courtes périodes pendant lesquelles de nouvelles espèces apparaissent. Au contraire, la théorie classique de l'évolution darwinienne tient pour avéré le changement graduel (ou continu, e. g. Penny, 2010) des espèces au cours des temps géologiques, un modèle saisi dans la formule « *natura non facit saltum* ». Le moteur de l'évolution darwinienne revient à la sélection naturelle qui met les organismes en compétition (intra ou interspécifique), ils doivent composer avec les changements de l'environnement physique et biologique, en résulte des adaptations différentes et des succès contrastés dans la production de descendants et la survie des individus. Tous ces changements sont continus, ce qui suppose un rythme (une progression) ininterrompu de l'évolution.

Mais la vraie rupture se situe peut-être ailleurs, quand Eldredge et Gould soutiennent que les archives fossiles sont des documents relativement fiables et dont il faut tenir compte pour comprendre l'évolution des êtres vivants, niant de ce fait le dogme de l'irréparable incomplétude du registre fossile et de son incapacité à apporter quelque enseignement sur les processus évolutifs. L'invitation faite aux paléontologues par le généticien anglais John Maynard Smith à rejoindre les biologistes à « la haute table des sciences de l'évolution » scellera cette reconnaissance.

2. 2 « Les équilibres ponctués, une révolution en paléontologie ? »

2. 2. 1 La controverse

Les années qui suivent les premières publications de Gould et Eldredge verront s'installer la controverse entre **gradualisme** ou **ponctualisme** des rythmes évolutifs, suscitant à son tour un rythme soutenu de nouvelles publications (e. g. *Modalités, Rythmes et Mécanismes de l'Évolution Biologique*, Chaline J. ed., 1983) au ton souvent polémique jusqu'à l'apparition d'une sorte de consensus admettant la pluralité des rythmes de l'évolution. Mayr (1982) reconnaît la contribution de Gould et Eldredge et accepte une version modérée de leur théorie qui, selon lui, est parfaitement compatible avec sa propre théorie des **spéciations allopatriques** (ou plus précisément **péripatriques**), à laquelle Gould et Eldredge font d'ailleurs explicitement référence dans leurs articles. La théorie des équilibres ponctués fait aussi écho aux thèses **saltationnistes** en faveur, notamment, dans l'école allemande et selon lesquelles les changements morphologiques ne sont pas graduels mais surviennent brusquement. Ainsi Schindewolf (1950 ; 1993) trouve dans le registre fossile de nombreuses illustrations de ces vues, qui sont aussi en accord avec les théories génétiques en vigueur à cette époque, en particulier celle du **mutationnisme**. Sans oublier de récentes avancées en génétique, telles que la réorganisation du génome des cellules comme source de nouveautés évolutives qui s'inspirent toujours des contributions d'Eldridge et Gould (Shapiro, 2011).

Gingerich (1976, 1987), entre autres, critique la théorie des équilibres ponctués qui n'admet que de longues périodes d'immobilisme interrompues par de brefs intervalles d'évolution très rapides. Aucune exception n'est permise et cette théorie devient ou plutôt veut devenir le paradigme du changement évolutif. Assurément, de tels principes ne peuvent que susciter les désaccords. Pour en citer quelques-uns, désaccords méthodologiques et théoriques (e. g. Boucot, 2009 ; Hallam, 2009) ou issus de l'examen de nouvelles données paléontologiques. Parmi les questions les plus embarrassantes, il en est une qui rappelle les préventions de Darwin envers le registre fossile : peut-on véritablement considérer une stase morphologique comme la marque d'une stase évolutive ? Ce problème persiste et certainement persistera longtemps encore mais la présomption selon laquelle les transitions morphologiques, qu'elles soient observées chez les fossiles ou les organismes actuels, peuvent donner une bonne approximation des changements évolutifs, spéciation notamment, a reçu de nombreux supports (Gould & Eldredge, 1993 ; Erwin & Anstey, 1995 ; Benton et al., 2000). D'ailleurs, les principes premiers de la théorie darwinienne étaient établis sur des faits dérivants de caractères morphologiques et ces principes n'ont pas été

fondamentalement changés pour l'étude du génome et l'élaboration de la théorie synthétique de l'évolution.

2. 2. 2 Rythmes évolutifs

Quoi qu'il en soit, la présentation de la théorie des équilibres ponctués a eu le grand mérite d'initier de très nombreuses études sur les rythmes de l'évolution, au sein des espèces comme parmi les espèces. Les résultats ont montré une infinité de possibilités, sur des échelles de temps très différentes (e. g., Elena et al., 1996 ; Eldredge et al., 2005 ; Toju & Sota, 2009 ; Thompson J., 2013 : 288). Selon Jablonski (2009) les discussions sur le tempo évolutif tendent à se fixer sur les cas extrêmes (pures stases morphologiques ou changements purement graduels) alors qu'en pratique toutes les combinaisons de rythmes évolutifs se rencontrent dans le registre fossile. De plus, des rythmes d'évolution différents peuvent être observés dans une même lignée, comme chez les huîtres *Gryphaea* ou les mammouths (Johnson, 1993 ; Lister et al., 2005). Des précurseurs comme Simpson (1944) avaient déjà montré que le tempo évolutif était distribué plus ou moins normalement entre deux pôles, très lents ou même nuls pendant de longues périodes alors que d'autres sont exceptionnellement rapides. Il est même possible d'attribuer ces idées à Darwin (1859) qui, déjà, admettait que le rythme de l'évolution, tel qu'enregistré par les fossiles, varie beaucoup selon les organismes. Nous développerons plus loin un exemple particulier, celui des ammonites.

2. 2. 3 Le problème de l'espèce en paléontologie

La question de l'espèce est double, présentée succinctement, elle soulève deux problèmes étroitement imbriqués : l'espèce a-t-elle une réalité, correspond-elle à de véritables entités produites par l'évolution biologique ? D'autre part, il n'y a pas de consensus sur la façon de définir l'espèce (Gavrilets, 2003 ; Barraclough, 2019). Ces questions sont importantes en regard des rythmes évolutifs car pour évaluer la durée de vie d'une espèce en paléontologie, il faut être raisonnablement sûr qu'un ensemble de fossiles trouvés dans une succession de strates appartienne au même taxon.

La définition de l'espèce proposée par Mayr (1940) il y a plus d'un demi-siècle reste un point central dans les discussions. Elle énonce que l'espèce rassemble un groupe de populations fécondes entre elles et isolées reproductivement des autres espèces. De toute évidence, définition inappropriée aux fossiles. Mais il existe d'autres concepts de l'espèce,

applicables en paléontologie, qui sont fondés sur la présence ou l'absence d'attributs propres à certains spécimens. Les organismes sont regroupés en espèces à partir de l'existence de caractères ou de combinaisons de caractères dits **monophylétiques**, propres aux organismes en question. La **diagnose** de l'espèce fait état de ces caractères. Au-delà de cette pratique, les fondamentaux de la taxonomie et de la phylogénie reposent sur la double reconnaissance de caractères ancestraux (**plésiomorphes**) dont dérivent, après transformation, les caractères dérivés (**apomorphies** acquises durant le processus de divergence et nommées dans la diagnose, Miller III, 2016).

Cette pratique s'applique aussi aux espèces actuelles qui, dans leur grande majorité, sont décrites sur la base de critères anatomiques (e. g. Newell, 1956a ; Allmon, 2016) ou plus récemment génétiques. Très peu de taxonomistes s'intéressent réellement à l'isolement reproductif des populations actuelles et, de ce fait, les paléoespèces ne sont ni mieux ni plus mal définies que la plupart des espèces vivantes (Augé, 2005 ; Allmon, 2016). Cependant, ces constatations ne constituent pas une preuve bien solide de leur validité. Les défenseurs du concept morphologique de l'espèce, parmi lesquels se comptent les paléontologues, naturellement, mettent en avant des comparaisons entre les résultats d'études génétiques et morphologiques d'espèces actuelles. Ils montrent que les espèces morphologiques correspondent très fréquemment aux espèces définies d'après la génétique (e. g. Michaux, 1987 ; Pilbrow, 2010 ; Hills et al., 2012). S'inspirant des travaux de Simpson (1951 ; 1961), beaucoup d'auteurs ont repris son concept d'espèces interprétées comme des lignées dont l'évolution est indépendante « *species are separately evolving lineages* » ou comme formulé par de Queiroz (1998) : « les espèces sont des segments dans l'évolution des lignées. » Ceci replace l'espèce dans le temps, dimension occupée essentiellement par les fossiles. Bien sûr, ces remarques ne font qu'effleurer le sujet qui sera repris dans le chapitre spéciation (voir Allmon et Yacobucci, 2016 ; Barraclough, 2019).

2. 3 « Une brève histoire des ammonites »

2. 3. 1 Ammonites et stratigraphie

Les ammonites (terme pris au sens large pour Ammonoidea) sont une sous-classe éteinte de mollusques céphalopodes marins qui tiennent une place à part dans le registre fossile. Alcide d'Orbigny (1849-1852), dans son *Cours élémentaire de Paléontologie*, établit les premières divisions **stratigraphiques** cohérentes à partir d'ensembles fossiles caractéristiques d'une période géologique (les **étages**, divisions du temps toujours

universellement utilisées en géologie). Un peu plus tard, Oppel (1856-1858) définit la zone qui apparaît comme une subdivision au sein de l'étage. Ces deux auteurs font largement appel aux ammonites, disparues durant la transition Secondaire-Tertiaire, pour mettre en place leurs étages et leurs zones. Dès cette époque, ils réalisent que la plupart des espèces d'ammonites ne sont présentes que dans un intervalle stratigraphique (qui peut se traduire par un intervalle de temps) limité, permettant ainsi des divisions fines au sein des systèmes **sédimentaires**, Jurassique et Crétacé par exemple. Plusieurs groupes d'ammonites connaissent des taux d'apparition et d'extinction très rapides, leur renouvellement (taux d'évolution) est beaucoup plus élevé que celui des autres mollusques, bivalves notamment, en particulier durant le Secondaire (ère Mésozoïque).

Voici quelques chiffres, parmi d'autres, présentés par Gilinsky (1988) et Yacobucci (2015) : Gilinsky montre que le taux de volatilité évolutive (i. e. variation moyenne de la diversité/million d'années) est quatre fois plus élevé dans la majorité des groupes d'ammonites que chez les mollusques bivalves. Yacobucci recense des taux d'apparition et d'extinction pour des ammonites du Jurassique inférieur (Lias) qui s'élèvent jusqu'à 0,96 apparition et 1,54 extinction par lignée/million d'années. En comparaison, les taux d'apparition et d'extinction calculés pour l'ensemble des métazoaires marins avoisinent 0,1 changement par lignée/million d'années (Foote, 2000).

2. 3. 2 Ammonites et drosophiles

Au-delà de leurs qualités de marqueurs stratigraphiques, les ammonites jouent un rôle considérable dans la connaissance de la biodiversité des mers anciennes (Monnet et al., 2015). Ainsi, Seilacher (1988) résume leur importance par cette formule : « Les ammonites sont, pour le paléontologue, les drosophiles du généticien. » Ceci résulte d'un ensemble de propriétés dont la réunion dans une lignée est exceptionnelle : grande abondance, large dispersion, taux d'évolution élevés, diversités taxonomique et morphologique importantes, datation précise des taxons, mode de croissance de la coquille qui recueille l'ensemble des stades du développement (**ontogénie**) de l'animal, de l'embryon jusqu'à l'adulte. Les commentaires qui suivent sont largement tirés des réflexions de Schindewolf (1993) et surtout des différentes éditions du « *Red Book* » des ammonites, *Ammonoid Paleobiology* dans lesquelles on trouvera une somme de références que l'on pourrait presque qualifier d'exhaustives.

Après l'extinction massive du Permien (– 252 millions d'années), le système Triassique voit une succession de radiations et de crises chez les

ammonites qui se poursuivent durant le Jurassique et le Crétacé (e. g. Tozer, 1982 ; Dagys, 1988 ; Brayard & Bucher, 2015). La première expérience **d'enroulement hétéromorphe** chez les ammonites date du Trias récent (– 200 Ma, e. g. Wiedmann, 1973 ; Shevyrev, 2005), elle sera suivie par beaucoup d'autres. Les ammonites montrent des directions évolutives récurrentes au cours des temps géologiques pour plusieurs caractères morphologiques : taille adulte, degré d'enroulement, complexité de l'ornementation et indentation des **lignes de suture** (e. g. Haas, 1942 ; Schindewolf, 1950 ; Kennedy, 1977). L'étude des tendances évolutives est un thème important en biologie évolutive et en paléontologie. McNamara (2006) en donne la définition suivante : « une tendance évolutive peut être définie comme un changement continu, unidirectionnel de l'état d'un caractère ou d'un groupe de caractères, qui se manifeste par des changements sensibles au cours du temps. » L'augmentation de la taille adulte dans les lignées (**Loi de Cope**), avec l'exemple des chevaux durant le Tertiaire (ère cénozoïque) reste le paradigme de ces tendances évolutives. Cependant, dans le cas des chevaux, McFadden (1986 ; 1992) a montré que l'interprétation traditionnelle d'une augmentation continue des tailles durant le Tertiaire était une vision largement simplifiée de la réalité des faits. Par exemple, parmi 24 lignées étudiées chez les chevaux, 5 se caractérisent par une diminution de la taille. Quoi qu'il en soit, la loi de Cope a suscité de nombreuses interprétations, parmi lesquelles il faut distinguer celles de Stanley (1973) et les propositions de McShea (McShea, 1994 ; McShea et al., 2019), qui séparent des tendances dites actives et passives, ces dernières pouvant être reliées à une conception neutre de l'évolution, sujet qui sera développé plus loin.

Chez les ammonites, les orientations évolutives ne s'inscrivent pas dans un parcours régulier, unidirectionnel comme l'écrit McNamara (2006). Elles sont souvent interrompues brusquement par des périodes de crise et ne subsistent alors que des formes simples, avec une coquille à ornementation réduite. Ces formes seront à l'origine de nouvelles diversifications qui reprendront des thèmes anciens, comme la complexification des sutures ou l'apparition d'espèces hétéromorphes (ammonites dites déroulées). Les coquilles à ornementation discrète, voire lisse, hautes et discoïdales offrent une moindre résistance à la friction de l'eau et sont faites pour des déplacements rapides, ce qui n'est pas le cas des coquilles arrondies, à **ombilic** profond, et pourvues d'une ornementation en fort relief. Selon Schindewolf (1993), entre ces extrêmes, on observe une infinie gradation de formes et d'ornementations chez les ammonites.

Deux termes servent couramment à définir ces variations morphologiques récurrentes : homéomorphie et évolution itérative. Leurs significations se

recouvrent en partie. Yacobucci (2015) définit l'homéomorphie comme l'apparition de mêmes formes de coquille dans des lignées éloignées d'ammonites. Les exemples abondent, notamment au cours du Jurassique (e. g. Dommergues et al., 1984 ; Cariou et al., 1990) et du Crétacé (e. g. Delanoy et Poupon, 1992 ; Kennedy et Wright, 1994). Toujours selon Yacobucci (2015), l'évolution itérative implique l'évolution des mêmes formes dans des lignées souvent distinctes et d'âges différents. On le comprend, l'évolution itérative insiste sur l'apparition répétée, au cours du temps, des mêmes modes évolutifs. Les périodes de diversification se terminent souvent de façon abrupte par des extinctions majeures. Les mécanismes sous-jacents à ces diversifications successives ne sont pas bien compris et Kennedy & Wright (1985 : 142) notent que « ces répétitions reflètent, dans la plupart des cas, la sélection de caractères dont la valeur adaptative nous échappe. »

2. 3. 3 Extinctions chez les ammonites

Guex (2000, 2001) examine les périodes de crises et d'extinctions des ammonites durant l'ère Secondaire (Mésozoïque) : elles ne laissent subsister que des formes simples, à l'aspect primitif ou atavique. En réalité, Guex souligne la sélectivité des extinctions, dont il est connu qu'elles touchent de préférence les formes dérivées et épargnent plutôt les espèces généralistes. De très nombreux exemples, pris dans des groupes fort divers illustrent cette sélectivité des extinctions. D'après Kauffman & Harries (1996), les taxons généralistes s'affichent souvent parmi les survivants des extinctions massives. Un nouveau cycle de diversification suivra les extinctions lorsque l'environnement marin sera devenu plus favorable. Longridge & Smith (2015) suggèrent que les ammonites empruntent alors un modèle de radiation adaptative, avec diversification dans des **niches écologiques vides** et retour à un équilibre préexistant. D'autres groupes marins suivent certainement les mêmes rythmes évolutifs mais c'est chez les ammonites qu'ils sont les plus marqués, circonstance due probablement à leur taux d'évolution très rapide.

Dans ce contexte, les super-familles d'ammonites Phylloceratoidea (genre *Phylloceras*) et Lytoceratoidea (genre *Lytoceras*) se distinguent par des taux d'évolution relativement faibles et des morphologies peu variées (Arkell et al., 1957 ; Page, 1996 ; Neige et al., 2013). Il est remarquable que ces deux lignées subsistent pratiquement inchangées durant toute l'ère secondaire (Mésozoïque) du moins pour ce qui est de leur coquille. De plus, il y a consensus sur le fait que l'ordre des Phylloceratina est la seule lignée à franchir la limite Trias-Jurassique et qu'il joue un rôle central dans la radiation du début Jurassique. À l'aube de la disparition des ammonites, près

de la limite Crétacé-Tertiaire, les Phylloceratidae et les Lytoceratidae sont toujours bien représentées dans les faunes d'ammonites de la fin du Maastrichtien (dernier étage du Crétacé) selon Landman et al. (2015) qui passent en revue les causes possibles de cette extinction.

En principe, la vaste répartition géographique des nombreuses espèces d'ammonites aurait dû les protéger des extinctions. Le lien entre la répartition géographique des espèces et leur taux d'évolution a été étudié chez de nombreux groupes marins (e. g. Jablonski & Roy, 2003 ; Payne & Finnegan, 2007). Ainsi, Jablonski (2008) établit qu'une vaste distribution géographique réduit le taux d'extinction chez les bivalves, gastéropodes et nautiloïdes mais pas chez les ammonites. Il admet que cette différence résulte de caractères spécifiques aux ammonites qui ont pour effet d'augmenter leur probabilité d'extinction. Quels sont ces caractères ? Jablonski n'en dit pas plus sur ce sujet.

Ici, une observation nous paraît importante : les ammonites du Mésozoïque ont des œufs de petite taille (0,5 - 2,6 mm) et une taille réduite au moment de l'éclosion, ce qui suggère qu'elles faisaient partie du plancton marin durant la phase juvénile de leur cycle de vie (e. g. Landman et al., 1996). Cependant, les Phylloceratoidea et Lytoceratoidea ont des œufs nettement plus gros que ceux de la plupart des autres ammonites. Wani (2011) nous renseigne sur la taille à l'éclosion des ammonites et des nautiles durant le **Phanérozoïque** et établit des comparaisons avec celles des céphalopodes actuels : les tailles à l'éclosion des ammonites sont inférieures à 3 mm alors que chez les nautiles cette taille s'accroît durant l'ère Secondaire pour atteindre les dimensions observées aujourd'hui (22 - 33 mm). Selon Laptikhovsky et al. (2013), le diamètre moyen des ammonitella (i. e. phase embryonnaire des ammonites) est de 0,54 - 2,6 mm et il décroît graduellement depuis le Dévonien (plus de 5 mm) jusqu'au Crétacé (0,7 - 1 mm). D'autre part, les concentrations importantes de coquilles embryonnaires dans certains assemblages fossiles signalent une mortalité élevée lors des premiers stades du développement des ammonites mais aussi une fécondité importante chez les adultes. Ainsi Lukeneder (2015) nous apprend que les ammonites étaient capables de déposer entre 100 – 500 000 œufs/femelle alors que le *Nautilus* actuel se contente d'une dizaine d'œufs par ponte.

2. 3. 4 Stratégies de vie et extinctions

On retrouve les mêmes différences dans les stratégies de reproduction des céphalopodes actuels : il existe un compromis (**trade-off**) entre la taille des œufs et la fécondité (e. g. Calow, 1987 ; Boletzky, 1978, 1997), illustré ici par

les différences entre ammonites et nautiles. Selon Kulicki (1979) ou Landman et al. (1996), la fécondité et la mortalité élevées des ammonites se traduisent par une importante proportion de juvéniles à l'intérieur des populations. Ces caractères particuliers de la reproduction des ammonites dénotent des taxons de type r – selected, opposés aux taxons dits K – selected comme le nautile actuel (e. g. Klug et al., 2012 ; De Baets et al., 2015 ; Lukeneder, 2015).

Comment interpréter ces observations ? Avant toute chose, nous allons brièvement expliquer le concept de **r et K sélection**. McArthur et Wilson (1967) introduisent le terme de r-K sélection (ou vie rapide/vie lente) après leurs travaux sur la biogéographie insulaire. Cette division entre deux pôles opposés est rapidement apparue excessive et l'on rencontre plutôt un continuum d'espèces entre ces deux extrêmes. Le continuum lent/rapide est caractérisé, du côté rapide (**r**) par des taux de reproduction élevés, des individus à croissance rapide, des jeunes de petite taille, à maturité précoce, des taux de mortalité importants alors que les individus à vie lente (**K**) présentent une suite de traits opposés, en particulier un faible taux de reproduction, une faible mortalité et une vie longue (e. g. Dobson & Madan, 2007 ; Bromham, 2016 ; Reznick, 2017). Des auteurs comme Parsons (1991) soutiennent qu'un faible taux de mortalité des individus (mode de vie lent) pourrait correspondre à une plus faible probabilité d'extinction de l'espèce. Comment un faible taux de mortalité individuel peut-il se propager à un niveau d'ordre supérieur, des individus à l'espèce et prévenir contre les extinctions durant les temps géologiques ? Dans la même thématique Strotz et al. (2018) ont montré, chez des mollusques du Néogène, qu'un taux de **métabolisme basal (BMR**) bas établissait une protection contre les extinctions.

Ici, la notion de ***bet-hedging***, développée par Stearns (1976 ; 1992) ouvre des perspectives intéressantes : Stearns identifie une suite de traits de vie qu'il nomme « *bet-hedging* », liés à des environnements fluctuants dans lesquels il devient payant de réduire l'effort reproductif. Un trade-off entre la survie des adultes et l'effort de reproduction s'établit, la durée de vie des populations augmente et elles peuvent alors se reproduire plus longtemps et à de nombreuses reprises, échantillonnant un grand nombre de conditions pour la reproduction, augmentant ainsi les chances d'obtenir des descendants nés dans de bonnes conditions (Stearns 1992 : 168). Suivant la même logique, on devine aisément que les organismes à vie rapide sont beaucoup plus exposés aux variations de l'environnement, bénignes ou catastrophiques.

Les ammonites, avec leur taux de fécondité impressionnant (nécessitant certainement une importante dépense énergétique) et leur mortalité juvénile considérable, étaient certainement très exposées aux variations de

l'environnement, comme le montre d'ailleurs toute leur histoire, jalonnée d'épisodes d'extinctions massives suivis de radiations spectaculaires jusqu'à la crise ultime Crétacé/Tertiaire (- 65 Ma). A contrario, deux groupes d'ammonites, les Phylloceratina et les Lytoceratina, qui avaient des œufs de plus grande taille, donc certainement une fécondité plus faible, et tout le laisse penser, une stratégie K, orientée plutôt vers une vie lente, résistaient beaucoup mieux aux épisodes d'extinction du Jurassique et du Crétacé alors qu'elles ne produisaient que de modestes radiations après ces événements. Dans cette perspective, le cas du nautile paraît édifiant : les ammonites (sensu lato) et les nautiles coexistent durant une grande partie de leur histoire, les deux groupes sont abondants et divers dans les mers à la fin du Primaire et durant tout le Secondaire. Leur coévolution se déroule pendant près de 330 millions d'années. Les ammonites apparaissent au Dévonien et se diversifient immédiatement, montrant très tôt une grande variété morphologique. Les Nautiloidea apparaissent plus tôt, durant l'Ordovicien et persistent encore aujourd'hui avec, dans l'ensemble, des taxons qui montrent une grande constance morphologique, au moins depuis la fin du Primaire. On compte deux genres actuels, *Nautilus* et *Allonautilus*, leur intérêt est considérable pour les paléontologistes car ils représentent des modèles permettant de comprendre la biologie des nautiles anciens et même, avec certaines précautions, des ammonites.

Une des questions les plus troublantes entourant les extinctions de la fin du Crétacé reste le problème de la survie des nautiles alors que les ammonites disparaissent (Landman et al., 2014). A priori, les ammonites abordent les événements de la fin du Crétacé en meilleure position que les nautiles : elles sont toujours abondantes, diversifiées et certaines d'entre elles ont une vaste distribution géographique, facteurs connus pour conférer une résistance aux extinctions (e. g. Raup, 1991 ; Jablonski, 2008) mais qui n'opéreront pas dans ce cas. Durant toute leur histoire, les Nautiloidea ont produit des œufs plus grands que ceux des ammonites et cela sans jamais de chevauchement entre les tailles des deux taxons (Ward & Bandel, 1987 ; voir dimensions in Laptikhovsky et al., 2013). La spécificité des extinctions a souvent été attribuée à des différences dans les premiers stades de vie des nautiles et des ammonites : après l'éclosion, les ammonites pouvaient certainement vivre dans le plancton, près de la surface alors que les jeunes nautiles devaient vivre plus en profondeur, ce qui leur assurait une certaine protection (Landman, 1984 ; Sheehan er al., 1996). En accord avec Jaeckle (2001), la taille des œufs permet d'estimer d'autres paramètres de l'histoire de vie. L'explication proposée ici reprend en partie celle déjà exposée à partir des stades précoces de l'histoire de vie mais l'étend à toutes ses étapes. Un déplacement des

ammonites vers un style de vie rapide se produit très tôt, dès le Dévonien moyen (De Baets et al., 2012) et il est très probable que cet attribut les a rendues vulnérables aux changements du milieu et notamment à l'extinction massive Crétacé/Tertiaire. À l'inverse, le style de vie lent des nautiles leur a certainement permis de traverser cet épisode catastrophique, ainsi que d'autres. Les nautiles actuels ont une durée de vie longue (plus d'une vingtaine d'années), les pontes sont réparties sur une grande plage de temps et si une génération de nouveau-nés est perdue, d'autres pourront la remplacer plus tard, avec une chance raisonnable que les conditions aient changé (c'est l'essence du *bet-hedging*). De plus, la dépense énergétique des nautiles actuels est minime (Boutilier et al., 1996), les besoins alimentaires s'en trouvent réduits d'autant, ce qui est certainement un avantage considérable en période de crise, d'autant plus que ce faible métabolisme leur a permis de peupler des milieux à faible productivité comme les fonds marins, souvent désignés comme des milieux refuges.

2. 4 « Spéciation et équilibre ponctué »

2. 4. 1 Le rythme des spéciations

Ce qui apparaît en regard des quelques exemples ci-dessus (tous les groupes d'organismes pourraient certainement en fournir), c'est l'infinie variété des rythmes évolutifs, déjà perçue par Darwin ou Simpson (voir plus haut). Cette variabilité se manifeste aussi bien entre des lignées différentes (e. g. ammonites et bivalves), qu'à l'intérieur d'une même lignée (e. g. ammonites Phylloceratinae et Ammonitina), elle dépend aussi de l'âge des lignées (e. g. mollusques bivalves qui montrent des taux d'évolution rapides durant l'Ordovicien, ce qui n'est généralement plus le cas durant l'ère Secondaire) et des modifications plus ou moins importantes de l'environnement (e. g. extinctions massives de la fin du Permien ou de la limite Secondaire/Tertiaire). Au passage, on notera que ces phénomènes échappent aux néontologistes et que seule l'étude des fossiles permet de les appréhender, ensemble ils forment d'ailleurs une part importante du corpus de la macroévolution.

En principe, la théorie des équilibres ponctués s'intéresse surtout au tempo évolutif propre à chaque espèce. D'autre part, elle ne se résume pas à l'enregistrement des rythmes de l'évolution. Lieberman & Eldredge (2014) en donnent une définition qui met l'accent sur un de ses aspects essentiels, l'apparition d'espèces nouvelles : « Les équilibres ponctués spécifient que les espèces sont stables (stases) durant la plus grande partie de leur histoire ; les nouvelles espèces s'individualisent quand une population au sein de l'espèce

se trouve isolée géographiquement du noyau de l'espèce parente. » Dans ce cas, il s'agit d'une **cladogenèse** via la spéciation **allopatrique** ou **péripatrique** (voir chapitre spéciation). Le modèle de spéciation péripatrique dû à Mayr (1963) peut être considéré comme la fondation théorique des équilibres ponctués ainsi que l'un des piliers de la théorie néodarwinienne. Il implique que les espèces nouvelles se forment rapidement, au sein de populations réduites, isolées géographiquement, sous l'influence de la dérive génétique telle que théorisée par Wright (1932). Plusieurs effets peuvent amener l'apparition de variants génétiques stables (première étape de la spéciation, e. g. Carson & Templeton, 1984 ; Templeton, 1998). En premier lieu, ces variants sont favorisés par la restriction des échanges génétiques entre deux populations, restriction elle-même liée à l'isolement d'une population par des obstacles ou la distance, c'est l'isolement géographique. La théorie des spéciations péripatriques va plus loin et postule une sorte de révolution génétique menant à des spéciations très rapides dans ces petites populations isolées. Cependant, Gould (2002) soutient que l'influence prêtée par Mayr (1963) à l'effet fondateur est sans doute excessive (e. g. Coyne & Orr, 2004).

2. 4. 2 Isolé sur les îles Galápagos

Ici, nous allons exposer un cas remarquable (voir chapitre 4 in Grant & Grant, 2008). Rosemary et Peter Grant ont étudié durant une trentaine d'années les pinsons de Darwin sur les îles Galápagos, ceux-là mêmes qui ont nourri les réflexions de Darwin. Ces auteurs observent l'établissement, à la fin de l'année 1982, d'une micro-population de l'espèce *Geospiza magnirostris* sur la petite île de Daphne Major. Trois mâles et deux femelles s'y posent et s'y reproduisent. Cette circonstance est exceptionnelle car une population nouvelle et isolée sera (presque) toujours découverte après la colonisation initiale, i. e. après l'événement fondateur. Les époux Grant et leurs collègues enregistrent alors les changements génétiques, morphologiques et démographiques chez cette population et les confrontent aux prédictions de la théorie des spéciations péripatriques. Certains effets sont conformes aux prédictions de la théorie : notamment « *inbreeding depression* » (i. e. reproduction limitée aux membres d'une population confinée et d'effectif limité) due à des **allèles** délétères, qui se trouvent en condition **homozygote**. Cependant, la plupart des prédictions du modèle ne sont pas réalisées et certaines sont même contredites : ainsi, la survie des premiers arrivants est importante et même plus élevée que sur les autres îles ; les variations génétiques sont plutôt mineures ainsi que celles du phénotype. En particulier,

la taille du bec de cette population, après dix années passées sur Daphne Major, ne diffère pas de celle des premiers arrivants. Après l'examen d'autres cas, le jugement des auteurs est sans appel : « Nous concluons qu'il n'y a aucune sorte d'évidence montrant que l'effet fondateur contribue de façon significative à la spéciation. » Cependant, cette opinion mérite d'être nuancée car au moins quelques individus ont pu rejoindre Daphne Major après la colonisation initiale. D'autres exemples liés à de nouvelles colonisations après un prétendu événement fondateur montrent qu'un apport de gènes, même minime, venant de populations extérieures, suffit à prévenir l'essentiel des changements génétiques.

2. 4. 3 Quel avenir pour les équilibres ponctués ?

L'impact de la théorie des équilibres ponctués dans l'émergence de la Paléobiologie doit sans doute beaucoup à la personnalité et au charisme de S. J. Gould. De plus, les références littéraires, nombreuses dans ses articles, ont certainement facilité leur diffusion. Ceci dit, il est maintenant assez courant de lire que cette théorie est datée (*falls out of favor as a theory*, Huss, 2009). Oui si on la considère dans ses aspects les plus dogmatiques, les rythmes de l'évolution par exemple. Pourtant on observe une résurgence récente de l'intérêt porté aux équilibres ponctués (voir références in Pennell et al., 2014). Cette théorie a surtout été le point de départ de nombreux travaux, elle a ouvert de nouvelles perspectives et remis à jour l'intérêt des fossiles dans l'étude de la macroévolution, en particulier les grands épisodes d'extinction qui jalonnent les temps géologiques. C'est bien le sens de la conclusion d'un article de Armand de Ricqlès (1983) qui crédite S. J. Gould d'un « renouvellement bien nécessaire de la synthèse évolutive. » La théorie des équilibres ponctués serait-elle l'arbre qui cache la forêt ? De nombreux développements lui sont liés, nous en avons déjà évoqué quelques-uns mais d'autres méritent d'être rappelés.

2. 4. 4 Le retour des extinctions

Darwin attachait beaucoup d'importance à l'extinction des espèces, elle tient une part essentielle dans la formulation de sa théorie qui prédit que les individus et les espèces considérés comme les moins adaptés disparaissent sous la pression (compétition, prédation) de formes nouvelles plus aptes à prospérer dans des milieux eux-mêmes changeants. Il est donc étonnant que l'extinction des espèces soit restée un sujet négligé ou même totalement ignoré par les évolutionnistes et les paléontologues durant près de la moitié du

vingtième siècle. Norman Newell, un paléontologiste américain, aura une part déterminante dans ce regain d'intérêt. Dans le premier d'une série d'articles, intitulé « *catastrophism and the fossil record* » Newell 1956a, 1956 b, inspiré par les travaux de Schindewolf, pose les bases et légitimise l'étude des extinctions massives qui jalonnent et souvent marquent les limites des périodes géologiques. Newell montre que les changements majeurs de la diversité biologique ancienne reflètent des événements réels et non des artefacts dus aux lacunes du registre fossile. Les études ultérieures confirment très largement ces idées, tout en proposant des hypothèses nouvelles sur leurs causes.

Le rôle de ces extinctions massives dans l'histoire de la vie sera examiné plus tard par Newell (1963), avec en conclusion cette proposition remarquable « ces changements montrent la difficulté à expliquer les événements du passé à partir du présent. » Il exprime clairement une prise de distance avec un des dogmes du Darwinisme et de la Synthèse Néodarwinienne, i. e. l'universalité des causes actuelles pour expliquer l'évolution biologique. Raup (1994) présente les choses de façon plus radicale lorsqu'il écrit que l'extinction de la plupart des espèces n'est pas un effet de la sélection naturelle. Quant aux causes des extinctions massives, elles convergent vers des phénomènes physiques, tels que des impacts météoritiques (e. g. extinction Crétacé/ Tertiaire), des épisodes volcaniques majeurs ou des bouleversements climatiques (e. g. glaciations), entre autres. Boucot (1996) note que les contraintes biologiques sont rarement prises en compte dans ces explications. Durant le Quaternaire, une contrainte biologique inédite apparaît après l'avènement de l'Homo Sapiens, avec des résultats eux aussi inédits dans le genre catastrophique. La fin du Quaternaire est le théâtre d'extinctions de nombreuses espèces, notamment au sein de la mégafaune (animaux de grande taille). Ces extinctions ont surtout lieu à la fin du Quaternaire et débutent vers – 50 000 ans. Le climat, avec les grandes glaciations du Quaternaire fait figure de coupable idéal mais l'empreinte humaine est aussi rapidement mise en cause. La controverse est toujours ouverte, au moins pour certains auteurs mais le livre de Paul Martin & Richard Klein (1989), *Quaternary Extinctions*, établit de façon presque irréfutable la responsabilité humaine, notamment dans le massacre des mégafaunes, chassées pour l'alimentation. Une des meilleures preuves vient de la distribution géographique et temporelle des extinctions qui ne sont pas simultanées sur le globe mais suivent la progression de l'occupation humaine dans les différentes îles et continents. L'expansion humaine, son emprise sur tout l'espace font que nous sommes entrés dans le sixième épisode d'extinction massive dans l'histoire de la terre. Pas de quoi être fier.

2. 5 « Macroévolution »

La majorité des animaux munis d'un squelette (interne ou externe) apparaît durant le Cambrien ancien (- 540 Ma), au cours d'un brusque épisode de diversification des espèces et aussi des plans d'organisation, connu sous le nom d'explosion cambrienne (voir 5. 4. 2). Cet événement est unique dans l'histoire de la vie et il s'agit d'une disruption majeure dans le rythme de l'évolution. À ce titre, les extinctions massives évoquées plus haut auraient pu prendre place dans cette section comme d'ailleurs les équilibres ponctués. La diversité de phénomènes coiffés sous le même terme de **macroévolution** interroge et conduit à cette question : qu'entend-on par macroévolution ?

2. 5. 1 Macroévolution, un concept discuté

L'expression a été introduite par le biologiste russe Filipchenko, mentor de T. Dobzhansky avant que celui-ci émigre aux USA. Simpson (1944 : 97) note ce qui peut se lire comme une définition de la macroévolution : « La macroévolution implique la venue et la diversification de groupes différents et l'on peut débattre si elle diffère de la microévolution par des mécanismes propres ou seulement en degrés. » Les débats, en effet, n'ont pas manqué et restent toujours d'actualité. Cela dit, la première partie de la sentence de Simpson porte sur les modalités de la macroévolution alors que la seconde question évoque ses mécanismes ou plutôt la réalité de ses mécanismes. Certaines définitions ne retiennent que des mécanismes supposés propres à la macroévolution et qui diffèrent de ceux constatés au niveau des individus ou des populations (**microévolution**) (Eldredge & Cracraft, 1980, Stebbins & Ayala, 1981). En voici deux parmi les plus connues : 1) Évolution au niveau ou au-delà du niveau de l'espèce ou 2) Évolution causée par la spéciation et la sélection à l'échelle des espèces (Stanley, 1979). De telles définitions sont rejetées avec raison par Levinton (2001) car trop restreintes et ne laissant aucune place à d'autres alternatives. Je retiens ici la définition de Vermeij & Dietl (2006) : « la macroévolution est l'étude des allées et venues des groupes au cours des temps géologiques, » formulation assez souple pour ne pas impliquer de mécanisme particulier mais autoriser leur recherche.

Une proposition ancienne mais sous bien des aspects très moderne par rapport à celles examinées plus haut nous vient de Joe Felsenstein (1978, voir Pennell & O'Connor, 2017), plus connu comme un leader dans le développement des statistiques appliquées à la macroévolution. Il suggère que la distribution de l'énergie et l'efficacité de son utilisation par les différentes

lignées sont le guide majeur de la macroévolution. Lorsque le milieu change, ajoute Felsenstein, l'optimisation dans l'utilisation de l'énergie devient plus risquée et des compromis doivent alors intervenir. On discerne ici une anticipation du modèle du ***bet-hedging*** (voir plus haut). Beaucoup plus tard Simons (2002) et Lee & Doughty (2003) montrent que le concept de *bet-hedging* peut être étendu à toutes les échelles de temps et à tous les niveaux de la hiérarchie biologique, preuve, selon ces auteurs, de la continuité entre micro- et macroévolution. Des groupes avec des taux de spéciation/extinction élevés connaissent des fluctuations importantes dans la diversité des espèces, ils sont appelés groupes « volatils », ce qui évoque les taxons à vie rapide et en particulier les ammonites (voir ci-dessus).

Le champ de la macroévolution est toujours agité par les controverses entre partisans d'une discontinuité majeure entre micro et macroévolution et ceux qui la rejettent, affirmant l'universalité de l'action de la sélection naturelle, peu importe l'échelle de temps ou la hiérarchie des taxons (Hendry & Kinnison, 2001 ; Futuyma, 2015). Ce n'est pas une surprise si l'on compte beaucoup de paléontologues dans la première école (e. g. Valentine, 1973 ; Stanley, 1979 ; Eldredge, 1985 ; Gould, 2002). L'idée que le tempo de l'évolution est lié de près à un mode de sélection particulier, au niveau des lignées, imprègne la théorie des équilibres ponctués et la macroévolution (Pennell et al., 2014). Par exemple, une sélection au niveau de l'espèce serait impliquée dans l'apparition de groupes présentant des taux d'extinction et de spéciation élevés. Plus précisément, Stanley (1979) affirme que les descendants d'une espèce possédant des traits qui engagent l'apparition de petites populations isolées ont plus de chance de connaître des spéciations et donc d'être représentés dans les générations ultérieures. Le problème reste de distinguer ces traits, dits émergents, inconnus chez les individus et qui ne peuvent être définis qu'au niveau de l'espèce. Tâche ardue si l'on consulte la littérature, en particulier un des principaux partisans de la sélection au niveau de l'espèce, Jablonski (2009) qui fixe comme principal challenge à la macroévolution l'identification et le rôle éventuel de nouveaux caractères émergents. La distribution géographique d'une espèce est très généralement regardée comme une propriété émergente, inversement corrélée aux taux d'extinction des espèces (Jablonski, 2007 ; Grantham, 2007 et références associées) et pour cette raison, c'est un concept crucial dans le domaine de la conservation de la biodiversité. La distribution géographique des espèces varie, elle contribue à leur persistance et elle pourrait être héritable, ceci dans le sens où les espèces filles auraient une distribution géographique proche de celle de leur ancêtre mais ce sujet peut être discuté.

On retrouve les prérequis, énoncés par Lewontin (1970, voir 3. 2. 1),

nécessaires à l'évolution par la sélection naturelle, ici au niveau de l'espèce. Les transitions majeures dans l'évolution reconnues par Maynard Smith & Szathmáry (1995) semblent aussi correspondre à un niveau émergent, chaque transition crée un mode d'organisation différent et souvent plus complexe, avec des propriétés nouvelles relevant de cette complexité augmentée. Ainsi l'apparition de nouveaux types de cellules (Wagner, 2014), la **modularité des fonctions** dans l'organisme (Raff, 1996) ou l'émergence de la biosphère, issue de la géosphère durant la jeunesse de la terre (Smith & Morowitz, 2016) sont des phénomènes qui relèvent de niveaux émergents. En d'autres termes, la complexité biologique résulte d'une suite d'interactions entre des éléments simples, comme des composés organiques, qui s'auto-organisent et induisent, de façon irréversible, l'apparition de niveaux d'organisation plus complexes (Vermeij, 1999 ; Bapteste, 2018).

Pour en terminer et en accord avec Grantham (2007), nous considérons la distribution géographique des espèces comme un caractère émergent, argument en faveur d'une modalité de découplage entre la macro et la microévolution.

2. 5. 2 Macroévolution et paléobiodiversité

La macroévolution réunit beaucoup d'autres domaines de connaissance comme des changements de la diversité des groupes et des adaptations dans le temps et dans l'espace. Ainsi, Valentine (1968) montre que l'arrivée des grands **phylums** et celle des familles ne suivent pas le même tempo. Les phylums apparaissent très tôt au cours du Phanérozoïque (e. g. explosion cambrienne) alors que les changements affectant les familles ont lieu durant tout le Phanérozoïque. En ce qui concerne les grands groupes, deux explications reviennent le plus souvent : apparition d'innovations majeures et réponse à l'ouverture de nouveaux environnements qui entraînent des changements évolutifs uniques dans l'histoire de la vie. À l'inverse, les événements affectant la dynamique des familles représentent des changements évolutifs plus modestes qui se succèdent durant toute la durée du Phanérozoïque. La courbe de diversité générale (voir 9. 6. 2) durant le Phanérozoïque, initiée par Sepkoski (1984), reste une étape cruciale vers l'établissement et la compréhension des grandes tendances à l'œuvre dans l'évolution de la biodiversité, notamment au cours des extinctions massives.

2. 5. 3 La ligne de Wallace et la tectonique des plaques

La distribution des organismes, passée et présente, est un sujet d'étude qui a éveillé l'intérêt de nombreux évolutionnistes et cela depuis Darwin (1859) qui y consacre deux chapitres de l'Origine des Espèces. Mais c'est à Alfred Russel Wallace, contemporain et correspondant de Darwin, que revient la fondation de la biogéographie, en particulier avec la définition de la fameuse Ligne de Wallace. De 1854 à 1862 Wallace explore l'Archipel Malais (actuelle Indonésie). Cette région est une sorte de *terra incognita* pour les biologistes de l'époque, Wallace ayant appris que la première visite d'un naturaliste datait de 1776 et que, depuis, aucune exploration n'avait suivi, décide de prospecter ces terres lointaines. Après avoir étudié les faunes (surtout les avifaunes) de Singapour et de Bornéo, Wallace découvre Bali et, de là, franchit le détroit qui le mène sur l'île de Lombok, une traversée de seulement 25 km. Dès ses premiers pas sur Lombok, Wallace est frappé par l'absence d'oiseaux d'origine asiatique, si fréquents à Bali et par la présence d'une avifaune à cachet clairement australien. Voici ce qu'il écrit : « Pourquoi l'île de Bali accueille-t-elle des oiseaux asiatiques, tels que les **oiseaux tisserins** (Passereaux, Ploceidae) tandis que l'île voisine de Lombok, à seulement 25 km, retentit des cris de perroquets australiens ? » La même observation vaut pour les faunes de mammifères et de reptiles, avec par exemple les tigres asiatiques à l'ouest et les **Marsupiaux** à l'est ou le Varan de Komodo, près de l'île de Flores. Cette coupure biogéographique majeure est à l'origine de la ligne de Wallace, qui sépare les faunes euro-asiatiques des faunes australiennes. Ensuite, Wallace délimitera les grandes **zones biogéographiques** continentales (Wallace, 1869 ; 1876 ; Van Oosterzee, 1997).

Dans une lettre à Bates (1858), Wallace propose une explication à cette juxtaposition de faunes que tout sépare, sauf la distance : « je crois que la région occidentale est une partie séparée du continent asiatique, la région orientale un fragment d'un ancien continent Pacifique. » Cette phrase pourrait marquer la naissance de la biogéographie, celle de la paléobiogéographie et pourquoi pas celle de la tectonique des plaques. Elle montre une remarquable prescience chez un homme isolé de tout et n'ayant aucun moyen de connaître l'histoire géologique des continents. Par extension, Wallace propose d'expliquer la distribution géographique des faunes actuelles par des événements anciens et donc après l'examen de leur histoire au cours des temps géologiques.

L'émergence de la théorie de la dérive des continents apporte un éclairage nouveau sur l'évolution des faunes indonésiennes et accessoirement valide les

intuitions de Wallace. Le détroit entre Bali et Lombok correspond à une limite de plaques, la plaque eurasienne à l'Ouest, et un ensemble de microplaques affiliées à la plaque indo-australienne à l'est. Ce détroit est une zone profonde, alors que Singapour, Sumatra, Java et Bali ne sont séparés que par des bras de mer peu profonds, cet ensemble étant situé sur le même plateau continental dépendant du domaine euro-asiatique. Ces zones marines ont d'ailleurs pu être asséchées durant les grandes glaciations du Quaternaire, facilitant les communications terrestres. Wallace n'avait, bien sûr, aucun accès à ces informations sans lesquelles l'organisation de la biosphère ancienne et actuelle ne peut être comprise. Par exemple, la grande diversification des organismes marins à l'Ordovicien (– 485 - 444 Ma) est associée à une dispersion importante des continents durant cette période (Crame & Owen, 2002 ; Webby et al., 2004), le Cambrien-Ordovicien coïncidant avec la phase finale de la fragmentation de la **Rodinia**. Valentine & Moores (1970) avaient déjà suggéré que la tectonique des plaques régule la biodiversité globale en changeant la position et l'arrangement des continents mais il était alors trop tôt pour tester cette hypothèse. Zaffos et al. (2017) ont utilisé une banque de données globale pour les invertébrés marins durant le Phanérozoïque et ont mis en évidence une corrélation positive entre la diversité globale (au niveau des genres) et la fragmentation de la croûte continentale, ceci au cours des super-cycles coalescence-séparation des continents. Dès l'origine de cette théorie, la diversification biologique est attribuée à la formation de barrières géographiques prévenant les dispersions et isolant les faunes par **vicariance** (e. g., Cracraft, 1982 ; Hallam, 1981). Cependant, beaucoup d'autres phénomènes sont liés à la position des continents, comme le niveau marin, la circulation océanique, la productivité des océans et les échanges océan-atmosphère, essentiels dans la régulation du climat (e. g. Allmon & Martin, 2014 ; Bambach, 1993 ; Miller & Mao, 1995 ; Simberloff, 1974 ; Allison & Wells, 2006). Chacun d'eux a été évoqué, séparément, comme influençant la diversité globale. Ainsi, l'identification d'un seul mécanisme causal est malaisée, sinon impossible, puisque, selon toute hypothèse, ils peuvent agir conjointement.

2. 6 « Moteur des changements évolutifs : biologique ou/et physique ? »

2. 6. 1 Facteurs biologiques

La Reine Rouge. Parmi les débats récurrents en paléobiologie, celui des causes premières à l'œuvre dans les changements évolutifs apparaît comme une controverse dont personne ne voit l'issue. Les changements dans la diversité et la morphologie des espèces à travers les temps géologiques sont-

ils sous l'influence des perturbations du milieu physique ou des interactions entre espèces ? Une théorie formulée par Leight Van Valen (1973), celle de la Reine Rouge (d'après la Reine Rouge du roman de Lewis Carroll, *Alice au pays des merveilles*, paru en 1871) a profondément marqué les esprits et entretenu des discussions qui durent encore (voir quelques exemples in Barnosky, 2001). Dans son article fondateur Van Valen (1973) analyse la distribution de la longévité des taxons dans de nombreux groupes fossiles qu'il convertit en une série de courbes de survie. Selon Van Valen, les résultats pour plus de 25 000 taxons produisent des courbes quasi linéaires ce qui impliquerait que la probabilité d'extinction des espèces dans un groupe est constante, quel que soit leur âge. De cette observation, Van Valen élabore l'hypothèse de la Reine Rouge qui propose que tout gain évolutif chez une espèce a un effet négatif de même amplitude pour les autres espèces appartenant au même groupe (groupe dit homogène). D'où des taux constants d'extinction et la référence au dictum de la Reine Rouge : « Vous devrez courir sans vous arrêter pour rester à la même place ».

L'attrait de cette hypothèse repose sur les flux d'énergie dans les écosystèmes qu'elle met au premier plan ainsi que les interactions biologiques, la compétition par exemple, telles que les concevait Darwin. De plus, elle propose un mécanisme microévolutif permettant d'expliquer une tendance de la macroévolution. Mais comment passe-t-on de taux d'extinction constants dans un groupe à une loi qui redistribue l'énergie de façon inégale dans ce groupe ? Van Valen (1973) propose deux notions, celle de groupe homogène (exemple cité Artiodactyles) et de zone adaptative (que l'on peut résumer comme une **niche écologique** commune au groupe homogène). Ces fondements lui permettent d'avancer la notion de conservation de l'énergie dans le groupe et un partage modifié de cette énergie par les membres du groupe au cours de leur évolution. Si les Artiodactyles sont en effet un groupe homogène du point de vue de la phylogénie (**monophylétiques**, ils partagent le même ancêtre), personne ne prétendra qu'ils le sont pour ce qui concerne l'écologie (voir exemple des Artiodactyles hypsodontes plus loin). Selon Levinton (2001 : 27), ces concepts mal définis ont entretenu un débat plutôt stérile.

Les anoles des Caraïbes. Un bon nombre d'études montrent que la compétition entre taxons ne mène généralement pas à des changements évolutifs permanents. Le résultat le plus probable de la coévolution de groupes en compétition est un déplacement de caractères qui diminue l'intensité des interactions et du changement évolutif au cours du temps, selon Brockhurst et al., (2018). Les lézards (Iguanes) du genre *Anolis* dans les Caraïbes représentent certainement une des radiations adaptatives les mieux

comprises, ils ont fait l'objet d'innombrables études brillamment synthétisées dans le livre de Jonathan Losos (2009), *Lizards in an evolutionary tree*. Selon Losos (2009 : 7), la thèse du livre est simple : les interactions entre espèces, compétition surtout mais pas exclusivement, parmi les espèces d'anoles des Caraïbes, jouent un rôle majeur dans leur écologie. Plusieurs types de preuves montrent que la compétition a pour effet de structurer la communauté des lézards *Anolis* et d'orienter leur évolution : généralement, les ressources des anoles dans les Caraïbes paraissent limitées, ces lézards ont des effets négatifs marqués sur les populations de leurs proies. En présence de compétiteurs, cette limitation des ressources mène à un changement dans la répartition et le choix des proies chez ces lézards. Les anoles réagissent immédiatement à l'entrée d'une autre espèce, compétiteur potentiel, par la recherche de nouveaux microhabitats.

Si l'on s'arrête à ce schéma, les conditions pour que la Red Queen opère sont toutes réunies : limitation de l'énergie, groupe homogène et espace adaptatif partagé (communauté de proies). Quelles sont les observations reportées par Losos et les chercheurs associés ? Les différentes espèces d'anoles se répartissent dans des microhabitats différents et ces espèces qui coexistent se distinguent par la taille, la structure de l'habitat et l'acclimatation thermique (**écomorphes** selon Losos, 2009 : 31). Ceci aboutit à un partage des ressources et donc à diminuer l'intensité des interactions biologiques entre les espèces et à stabiliser les changements évolutifs. Où est la Red Queen ? Le plus remarquable est que l'on retrouve les mêmes écomorphes dans les quatre grandes îles des Antilles, Cuba, Hispaniola, Jamaica et Puerto Rico.

Une orchidée de Madagascar. Voici un autre exemple mettant en jeu une icône darwinienne, une orchidée de Madagascar *Angraecum sesquipedale* bien connue à double titre : pour la longueur de son éperon à nectar et pour le rôle qu'elle a tenu dans la démarche darwinienne. Darwin (1862) non seulement décrit le très long éperon à nectar (près de 40 cm) mais aussi prédit l'existence d'un insecte pollinisateur muni d'un très long **proboscis** (sorte de trompe) capable de recueillir le nectar et dans le même temps, de polliniser l'orchidée. Darwin va même plus loin et ajoute qu'il s'agit certainement d'un papillon Sphinx (Sphingidae) car ces papillons pollinisent typiquement ce genre d'orchidée. À l'origine de ces intuitions, Darwin (1862) avance que les pollinisateurs avec de longues trompes obtiennent plus de nectar de l'orchidée sans forcément la polliniser, enclenchant une sélection pour de plus longs éperons chez les orchidae et d'un autre côté pour de plus longues trompes chez les papillons. Cette coévolution ou « course aux armes » avait été théorisée par Darwin (1862) et Wallace (1867) et elle s'acclimate très bien

dans le royaume de la Reine Rouge selon Van Valen. Pour couronner le tout, en 1903 (bien après la prédiction de Darwin) L. Rothschild et K. Jordan découvrent à Madagascar un papillon possédant la trompe adéquate, qu'ils nomment *Xanthopan morganii praedicta*, réalisant ainsi la prédiction de Darwin.

Tout va alors pour le mieux dans le royaume de la Reine Rouge, les trompes des papillons et les éperons à nectar des orchidées continueront de s'allonger. Pourtant il n'est pas évident qu'ils soient aujourd'hui plus grands qu'ils ne l'étaient lorsque Darwin observait ces orchidées. Qui plus est, la plupart des orchidées ont des éperons de petite taille et beaucoup de pollinisateurs ont de petites trompes. Ceci reflète les propos de Bradshaw (1991) dans une lecture à la Société royale de Londres : « beaucoup d'espèces sont très stables et dans une situation où l'on observe une évolution chez une espèce, aucune n'est constatée chez des espèces proches en dépit des mêmes opportunités. » Une étude plus récente (Whittall & Hodges, 2007) sur la coévolution des éperons à nectar chez les Ancolies (genre *Aquilegia*) et leurs pollinisateurs (bourdons, colibris et papillons) montre qu'il y a en effet une légère tendance à l'augmentation des tailles des deux organes mais que de nombreux pollinisateurs à trompe courte continuent à polliniser de nombreuses fleurs à éperon court. Selon Bokma (2015), qui a inspiré l'essentiel des lignes ci-dessus, la théorie de Darwin (1862) et Wallace (1867) à qui on peut ajouter Van Valen (1973), prédit avec succès pourquoi une frange d'espèces s'engage dans une « course aux armes » mais échoue à expliquer pourquoi une grande majorité d'espèces ne s'y engagent pas alors qu'elles fréquentent les mêmes milieux et que les mêmes opportunités s'offrent à elles.

Au revoir la Reine Rouge ? C'est peut-être la notion de conservation de l'énergie à l'intérieur d'un groupe qui fait le plus débat chez la Red Queen de Van Valen. Les quantités d'énergie dans un écosystème se modifient constamment, par le jeu de flux physiques ou biologiques (e. g. migrations d'individus). Ce jeu à zéro-somme entre espèces (ce que l'un gagne, d'autres le perdent, une espèce apparaît, une autre disparaît) ressort d'une pensée purement malthusienne, incapable d'expliquer la diversité biologique. Dernier accroc fait à la Reine Rouge et pas le moindre, les taux d'extinction des taxons ne seraient pas indépendants de leur âge. Finnegan et al. (2008) écrivent que le risque d'extinction décline avec l'âge des genres dans beaucoup de groupes (voir aussi Anstey, 1978 ; Raup, 1975 ; Boyajian, 1986, 1991 ; Jones & Nicol, 1986 ; Foote, 2001 ; Gilinsky, 2001 ; Baumiller, 1993). Ces auteurs suggèrent que cette résistance aux extinctions pourrait refléter une accumulation de genres pourvus de caractères (restant à définir) offrant cette

résistance. Le premier, Boyajian (1986) a montré que la sélectivité des extinctions avec l'âge des taxons est un élément important dans la baisse du taux d'extinction des faunes marines au cours du Phanérozoïque. Finalement, Van Valen a utilisé des groupes qui se sont, par la suite, révélés **paraphylétiques** (Strotz et al., 2018).

Il serait pourtant excessif de se priver des interactions biologiques comme facteurs explicatifs et comme l'écrivent Voje et al., (2015), ce n'est pas parce que les prémices et les propositions de la Reine Rouge de Van Valen sont faux qu'il faut écarter les facteurs biologiques comme moteurs de l'évolution. Des observations montrent que la diversification dépend de la diversité déjà atteinte (diversité-dépendance) et qu'il existe une tendance vers la complexification des structures avec l'apparition de nouveaux groupes. L'intervention de facteurs biologiques est donc très probable ici. Rabosky (2013) note plusieurs faits relevant de la diversité-dépendance : en paléobiologie, elle n'est pas discutée (Raup et al., 1973 ; Valentine, 1973) car il est clair que, sans elle, la diversité biologique compterait plusieurs ordres de magnitude d'espèces en plus que ce qui est observé aujourd'hui (Rosenzweig, 1995). Les taux de diversification rapides constatés lors de courtes périodes ne peuvent être soutenus très longtemps. Des paléocommunautés ont pu être étudiées sur des périodes de plusieurs millions d'années et, en général, les variations de diversité reconnues supportent un modèle conforme à celui de la diversité-dépendance. Par exemple, Cleal et al. (2012) ont examiné la biodiversité de marais Carbonifère à charbon en Europe et en Amérique du Nord : en moyenne, 3 millions d'années après l'apparition de ces milieux, leur richesse en espèces tend vers un plateau. Wing & DiMichele (1995) comparent la diversité en plantes de milieux semblables (plaines inondables) du Primaire et du Tertiaire et ne trouvent aucune association entre le temps (durée d'existence des communautés) et leur diversité, ce qui suggère que la richesse des communautés peut augmenter mais que la tendance dominante n'est pas celle d'une croissance continue. L'équilibre peut être rompu, notamment lors d'extinctions massives ou même d'échanges fauniques généralisés. La période post-extinction est le théâtre d'une reconquête de la diversité perdue dont les modalités peuvent être très variables suivant les groupes et les périodes concernées (e. g. Erwin, 2001 ; Chen & Benton, 2012, voir exemple des ammonites plus haut). Ainsi, la diversité des mammifères s'accroît brusquement durant le Paléocène, à la suite de l'extinction Crétacé-Tertiaire avant d'atteindre un seuil marquant une sorte de limite de capacité d'accueil selon Alroy (2009). Mais il est évident que l'histoire des mammifères ne s'arrête pas là et que des variations importantes et de leur diversité et de la structure des populations interviennent tout au long du

Cénozoïque. Ces questions concernant la dépendance des populations à un seuil de diversité et à la réalisation d'un équilibre seront reprises plus loin (voir 10. 4. 2).

Dans ce contexte, il peut sembler étonnant que la Reine Rouge connaisse un regain d'intérêt, reflété par le nombre croissant de publications qui lui sont plus ou moins directement consacrées. Mais la Reine Rouge telle que la concevait Van Valen est bien morte, c'est la métaphore du mouvement continuel, des interactions biologiques durables qui restent. Brockhurst et al., (2018) en donnent plusieurs domaines d'application comme la coévolution hôte-parasite, les conflits liés au sexe, les intérêts divergents des mâles et des femelles par exemple ou en médecine avec les interactions anticorps-antigènes.

2. 6. 2 L'apport de la paléontologie. Exclusion compétitive ou coexistence ?

Des navires qui passent dans la nuit. Divers marqueurs sont utilisés pour reconnaître les interactions chez les fossiles : par exemple des traces de prédation sur les coquilles de mollusques, sur des empreintes de feuilles (Vermeij, 1987 ; Huntley & Kowalewski, 2007) ou le remplacement d'un taxon par un autre ayant une signature écologique proche, lorsque la diversité du premier augmente alors que celle du second diminue. Ces remplacements compétitifs peuvent être tenus comme des corrélatifs nécessaires à l'évolution par la sélection naturelle. Ceci évoque la métaphore darwinienne du paysage couvert de coins, ébranlés par un marteau invisible, de telle sorte que les coins les plus fragiles soient délogés et immédiatement remplacés par d'autres coins. Cette vision montre clairement que, dans l'esprit de Darwin, l'apparition d'un nouveau taxon résulte nécessairement du déplacement d'un autre taxon.

Là encore, Gould fait figure de précurseur avec son article « *Ships that pass in the night*, Des navires qui passent dans la nuit » d'après le poème de Longfellow. Ainsi, un exemple classique d'interaction compétitive présumée se rencontre chez les brachiopodes et les mollusques bivalves, ces derniers étant supposés avoir supplanté les premiers dans les mers à la fin du Primaire. Gould & Calloway (1980) ne relèvent aucune preuve de remplacement graduel entre les deux groupes durant le Paléozoïque et le déclin des brachiopodes coïncide, selon eux, avec la période d'extinction massive Permo-Triasique. Benton (1987, 1996) popularise la méthode dite du double coin, permettant de visualiser les changements concomitants dans la diversité

de deux clades et ainsi d'apprécier si le déclin de l'un est lié à une augmentation de la diversité de l'autre. Aucun des groupes testés par Benton ne montre de remplacement graduel et compétitif (voir aussi Babin et al., 1992 ; McGowan & Dyke, 2007 ; Myers & Lieberman, 2011). À vrai dire, ces résultats ont été contestés (e. g. Sepkoski Jr., 1996 ; Liow et al., 2015), des études montrent qu'il existe bien des interactions négatives entre brachiopodes et bivalves et pour reprendre l'image de Gould les navires ne font pas que se croiser dans la nuit.

Ceci n'implique pas que la pression de l'un des groupes amène l'élimination de l'autre. En général, les très longues périodes pendant lesquelles ces groupes coexistent montrent que la compétition n'aboutit pas à une élimination mais bien plus à un statu quo fait d'interactions, de compromis (**trade-off**) et pourquoi pas de synergies (e. g. Hausdorf, 2001). La coexistence de taxons en compétition peut s'expliquer d'au moins deux manières (Hendry, 2017). En premier lieu, les interactions compétitives peuvent mener à une divergence dans l'utilisation des ressources, un déplacement des caractères qui réduit la compétition (e. g. Brown Jr. & Wilson, 1956 ; Hutchinson, 1959 ; Beans, 2014). Les écomorphes chez les anoles des Caraïbes, tels qu'étudiés par Losos (2009) et présentés ci-dessus illustrent parfaitement ce processus. En second lieu, des interactions négatives peuvent maintenir la coexistence des espèces : par exemple, une espèce devient un compétiteur performant lorsqu'elle est rare alors qu'elle est un compétiteur inférieur lorsqu'elle est abondante. De tels effets sont souvent liés à la dynamique prédateur-proie, l'attention des prédateurs se tourne naturellement vers les proies les plus abondantes (Vasseur et al., 2011 ; Fussmann et al., 2007). Une des conclusions de Hendry (2017 : 210) est très claire à ce sujet : tout bien pesé, il est vraisemblable que la compétition renforce la coexistence et non l'élimination des espèces (voir aussi Tilman, 1994 ; Loeuille, 2010 ; Lankau, 2011 ; Lankau & Strauss, 2011).

Liow et al., (2011) définissent les conditions minimales qui permettent d'estimer s'il y a eu compétition entre deux taxons : ils doivent être présents en même temps et au même endroit ; leurs ressources ou leurs demandes doivent se recouvrir au moins en partie ; une corrélation négative entre leurs diversités respectives doit apparaître ; leur potentiel de préservation à l'état de fossiles doit être proche. Autant dire que ces conditions se trouvent rarement réunies. Je citerai ici un exemple pris chez des lézards, le groupe des Iguania durant la période Eocène-Oligocène en Europe et plus précisément dans les gisements bien connus des Phosphorites du Quercy (Augé, 2007). Les Iguania comprennent trois groupes majeurs, les Agamidae s.l., les Chamaeleontidae et les Iguanidae s.l., ce sont ces derniers qui nous intéressent. Aujourd'hui, les

Iguanes sont essentiellement un groupe américain, avec des formes iconiques comme l'anole des Caraïbes et d'Amérique centrale ou l'iguane marin des îles Galápagos. Mais leur distribution inclut aussi Madagascar et les îles Comores, avec deux genres **endémiques**, *Chalarodon* et *Oplurus* (Blanc, 1982) et un Iguanidae (*Brachylophus*) a pu atteindre les îles Fidji et Tonga dans le Pacifique. Il s'agit typiquement d'une distribution disjointe, souvent qualifiée d'énigme biogéographique et qui a retenu l'attention de nombreux biogéographes. Dans de tels cas, le registre fossile peut être d'un grand secours et il apparaît que les Iguanes étaient présents en Asie et en Europe durant le Crétacé et l'Éocène (Borsuk-Bialynicka & Alifanov, 1991 ; Gao & Hou, 1995 ; Augé, 2005 ; Rage, 1999, Smith K., 2009). Tout indique que la distribution géographique des Iguanes était beaucoup plus large pendant le Crétacé et le début du Cénozoïque qu'actuellement. Carlquist (1974) écrit que la distribution présente des Iguanes s'explique par leur disparition d'Eurasie et peut-être même d'Afrique. Ainsi les Iguanes sont relativement nombreux dans les gisements de l'Éocène européen et ils disparaissent durant la transition Éocène-Oligocène, i. e. la Grande Coupure de Stehlin (1909) qui représente une période d'extinction majeure, reconnue en premier lieu chez les mammifères mais aussi chez les reptiles et les amphibiens (Rage, 1984, 1986). La détérioration climatique Éocène-Oligocène est souvent citée comme la cause première des extinctions, surtout chez les animaux **ectothermes** comme les lézards. Mais le refroidissement commence avant la Grande Coupure et il n'affecte pas les faunes de lézards, a contrario celles-ci semblent même prospérer à la fin de l'Éocène dans les gisements du Quercy, y compris les Iguanes. La Grande Coupure coïncide avec la fermeture définitive du détroit de Turgai qui séparait l'Asie de l'Europe. Des échanges fauniques en résultent, amenant un renouvellement considérable des faunes européennes au début de l'Oligocène. Chez les squamates, Rage et Augé (1993) estiment les pertes chez les serpents et les lézards entre 60 et 80 % des espèces. Dès lors, le rôle des interactions biologiques, comme la compétition, mérite considération.

– Agames versus Iguanes. Des auteurs ont déjà suggéré un remplacement compétitif des Iguanes par les Agamidae (Avery & Tanner, 1971 ; Milner et al., 2000 et Goin et al., 1978) voient dans les Agamidae l'équivalent, dans l'ancien monde (Eurasie principalement) des Iguanes du Nouveau Monde (Amérique). Deux arguments sérieux soutiennent cette hypothèse : la distribution géographique des Agamidae et des Iguanes est dite complémentaire, i. e. nulle part dans le monde actuel, on ne trouve des Agamidae vivant auprès des Iguanes, à l'exception des îles Fidji. Ceci évoque clairement une exclusion compétitive (Diamond, 1975). En second lieu, les

deux groupes sont proches phylogénétiquement (membres des Iguania) et certaines espèces ont des comportements et des besoins très similaires. Parmi les exemples de convergences écologique et morphologique celle du *Moloch horridus*, un Agamidé australien (dit diable épineux) et de *Phrynosoma cornutum* (dit crapaud cornu), un Iguane d'Amérique du Nord, reste un cas d'école souvent illustré. Mais le registre fossile contredit radicalement l'idée de remplacement des Iguanes par les Agamidae. Durant le Paléogène (Cénozoïque ancien), en Amérique du Nord et en Europe des fossiles d'Agamidae et d'Iguanidae ont été collectés dans les mêmes gisements (Augé, 2007). En Amérique du Nord comme en Europe les Agamidae disparaissent alors que les Iguanes se maintiennent.

– Lacertidae versus Iguanidae. Les Lacertidae sont parmi les derniers groupes de lézards à apparaître, les premiers fossiles datent de la fin du Paléogène-début Éocène européen (Augé, 2005 ; Augé & Smith 2002) et les Lacertidae connaissent une importante radiation durant l'Éocène, tout au moins en Europe et en Afrique (Černaňský & Smith, 2018). Dans la faune actuelle, la distribution géographique des Lacertidae et des Iguanes ne se recouvre nulle part, elle est parfaitement complémentaire. Dans l'Éocène Européen les restes d'Iguanes et de Lacertidae se rencontrent dans les mêmes gisements depuis l'Éocène ancien jusqu'à la fin de l'Éocène. Apparemment, les Iguanes disparaissent d'Europe au moment de la grande Coupure Éocène-Oligocène alors que les Lacertidae deviennent le groupe dominant parmi les lézards de l'Oligocène européen. On peut alors suspecter des interactions négatives entre les deux taxons, de plus ils semblent cocher toutes les cases définies par Liow et al. (2011) pour estimer une possible compétition entre groupes. Contemporanéité, proximité géographique et taphonomique, les deux groupes sont également présents ensemble dans plus de 20 gisements qui s'échelonnent durant tout l'Éocène en Europe, notamment dans les Phosphorites du Quercy. Ces gisements consistent en une série de localités parfaitement datées, exposant les mêmes conditions de fossilisation (remplissage de fissures en milieu karstique) et couvrant toute la période allant de l'Éocène moyen à la fin de l'Oligocène (e. g. Prothero, 1994 ; Pelissié & Sigé, eds., 2006). De plus, les éléments squelettiques retrouvés chez les Iguanes et les Lacertidae sont semblables : essentiellement des restes de mâchoires, de crâne et des vertèbres de taille très comparable (fig. 9 in Augé, 2007). Encore faut-il que leur mode de vie soit relativement proche, notamment pour les ressources utilisées. La présence de nombreuses mâchoires portant des dents bien conservées permet d'avoir une approximation du régime alimentaire : chez les deux groupes, les dents sont nombreuses, plutôt cylindriques, hautes et peu épaisses, l'implantation est dite

pleurodonte (i. e. sur une table dentaire horizontale) et l'apex est le plus souvent muni de cuspides pointues. Sans entrer dans le détail, cette dentition correspond à un régime alimentaire largement répandu chez les lézards, fait d'une majorité de petits arthropodes (insectes surtout), les cuspides servant à percer leur carapace (Hotton, 1955 ; Montanucci, 1968 ; Schwenk, 2000). S'y ajoute un faible pourcentage de plantes. La plupart des Iguanes et Lacertidae actuels ont gardé ce type de régime alimentaire.

– Comparaison des diversités respectives durant l'Éocène-Oligocène. Tout semble en place pour que des interactions compétitives, menant éventuellement à l'exclusion de l'un des groupes, interviennent. Quels enseignements nous donne la comparaison de la diversité des Iguanes et des Lacertidae au cours de l'Éocène et de l'Oligocène ? La disparition des Iguanidae durant la Grande Coupure Éocène-Oligocène est brusque, paradoxalement elle correspond à un pic de diversité pour les Iguanidae à la fin de l'Éocène. En aucun cas, on n'observe d'augmentation de la diversité des Lacertidae correspondant à un déclin de celle des Iguanidae. D'après la représentation de Benton (1987), il s'agit d'une extinction massive au moment de la Grande Coupure de Stehlin. Mais un élément nouveau est apparu depuis ces premières recherches. Des restes plutôt fragmentaires d'Iguanidae ont été signalés dans deux gisements de l'Oligocène supérieur européen de même âge (Oligocène supérieur, MP28), l'un dans les Phosphorites du Quercy, France, l'autre dans deux localités allemandes (Augé & Pouit, 2012 ; Černaňský et al., 2016). Les mâchoires retrouvées montrent de nombreuses ressemblances avec celles d'un Iguanidé de l'Éocène européen, le genre *Geiseltaliellus*, connu par des spécimens remarquables dans le Lagerstätte de Messel (Smith, 2009). La persistance d'Iguanes dans l'Oligocène, proches de certains taxons présents dans l'Éocène rend probable la persistance de ce groupe après la Grande Coupure en Europe (voir notion de Lazarus taxon, Augé & Pouit, 2012).

Ceci nous amène à revoir les événements associés à la Grande Coupure. Il est vrai que toutes les espèces d'Iguanes présentes dans le dernier niveau de l'Éocène disparaissent à ce moment. Mais les Lacertidae n'échappent pas non plus à l'extinction, une seule espèce franchit la Grande Coupure, *Plesiolacerta lydekkeri* et elle disparaît très rapidement ensuite, tout au moins dans les localités oligocènes du Quercy. La prédominance des Lacertidae dans l'Oligocène européen n'est certainement pas due à une meilleure capacité de survie lors des extinctions, c'est dans les événements post Grande Coupure (période de rétablissement, e. g. Erwin, 2001) qu'il faut plutôt chercher des réponses. De nouvelles espèces de Lacertidae apparaissent très rapidement dans l'Oligocène inférieur, aucune chez les Iguanidae qui subsistent avec des effectifs très réduits, indécelables dans les archives fossiles, si ce n'est dans

les localités fossilifères les plus productives comme celle du Pech du Fraysse où ils ont été signalés pour la première fois dans l'Oligocène européen. Le Pech du Fraysse est effectivement la localité qui a fourni le plus de spécimens de lézards parmi toutes celles connues dans les Phosphorites du Quercy. Comment expliquer ces différences qui ne se manifestent qu'après un épisode d'extinction massive ? La température est souvent évoquée, il est vrai que la Grande Coupure et le début de l'Oligocène en Europe correspondent à une détérioration climatique importante qui pourrait avoir affecté les Iguanes en priorité (e. g. Châteauneuf, 1980 ; Berggren & Prothero, 1992 ; Zachos et al., 2001). Mais les températures baissent déjà de façon significative avant la Grande Coupure, sans effet sur les Iguanes qui connaissent alors une diversification majeure en Europe (Augé, 2005). Des facteurs internes, propres à chaque groupe, comme le métabolisme ou l'histoire de vie peuvent être à l'œuvre mais ils restent particulièrement mal cernés. Peut-être est-il utile de rappeler quelques résultats obtenus par Schwarzkopf (1994) et Vitt & Congdon (1978) : chez les lézards actuels, l'appartenance familiale détermine beaucoup d'aspects de leur histoire de vie. D'autre part, quelques études trouvent une corrélation négative entre reproduction et survie chez plusieurs espèces d'Iguanes. Pour une seule espèce étudiée, la survie n'est pas réduite sous l'effet de la reproduction et il s'agit d'un lacertidé, *Lacerta vivipara* (Bauwens & Thoen, 1981). Malheureusement, le faible nombre de taxons pris en compte rend toute généralisation hasardeuse.

– Facteurs biologiques intrinsèques. La dernière remarque de la section précédente nous conduit à examiner des facteurs biologiques propres à chaque groupe ou même à chaque espèce, susceptibles d'influer sur leur évolution, ce que Jablonski (2009) traduit par facteurs biologiques intrinsèques. Rapidement résumé, ce sont des facteurs qui agissent sur la probabilité d'extinction ou de diversification des organismes, donc leur parcours évolutif. Dans ce contexte, nous suggérons que la nature du trade-off r-K (voir plus haut) avec les différences qu'il implique dans les besoins énergétiques des organismes, pourrait être un des facteurs biologiques évoqués par Jablonski.

2. 6. 3 L'environnement physique

Personne ne doute de l'influence des changements climatiques et autres événements majeurs sur la diversité biologique au cours de l'histoire de la terre. Ainsi, l'origine des cinq grands épisodes d'extinctions massives du Paléozoïque est à rechercher dans des perturbations de grande ampleur, comme les cycles glaciaires, le volcanisme ou l'impact d'astéroïdes. Pour remettre les choses en perspective, ces extinctions majeures ne représentent

qu'une part minime (– de 5 %) de toutes les espèces éteintes, pourtant, elles ont eu un effet disproportionné dans l'histoire de la vie. L'environnement est mis en cause dès lors que des changements dans la diversité biologique sont corrélés à des changements dans le milieu physique. Nous connaissons maintenant des changements pour de très nombreuses variables physico-chimiques durant les ères géologiques (e. g. climat, gaz atmosphériques, courants marins, disposition des continents), ce qui autorise de multiples corrélations. De trop nombreuses corrélations comme le suggère Jablonski (2009) ? Il est vrai que la richesse en variables physico-chimiques recueillies dans le Paléozoïque pose un nouveau problème. Il est maintenant devenu très simple de faire coïncider un événement biologique et un événement physique.

Diversité et climat. Oswyn Murray (1971), un historien reconnu, a risqué cet aphorisme : « les paléontologues sont comme les jardiniers, ils ne parlent que du climat mais n'en sont jamais contents. » Voici quelques exemples de ces désaccords : en Italie, la diversité spécifique des mammifères reste constante dans le Plio-Pleistocène et en Nouvelle-Zélande les faunes de mollusques marins paraissent stables durant une grande partie du Cénozoïque, en dépit de changements climatiques marqués dans les deux cas (Meloro et al. 2008 ; Crampton et al, 2006). Plus largement, Crame et Rosen (2002) s'étonnent que l'augmentation de la diversité biologique au cours du Cénozoïque intervienne dans un contexte général de détérioration climatique et Alroy et al. (2000) considèrent que l'impact des changements climatiques sur l'évolution des mammifères en Amérique du Nord est négligeable durant le Tertiaire. Le décalage le plus connu se trouve dans les cycles glaciaires des deux derniers millions d'années qui n'entraînent pas de changements notables dans les taux d'extinction ou de spéciation, si l'on excepte les derniers 50 000 ans. Le registre fossile du Quaternaire montre que la réponse la plus commune des organismes aux glaciations a été la migration. La distribution géographique des espèces, marines ou terrestres, change. Elles se projettent vers des milieux plus favorables, de façon individuelle, les communautés sont dissoutes et d'autres, plus ou moins durables se reforment (e. g. Delcourt & Delcourt, 1991 ; Pielou, 1991 ; Willis et al., 2004 ; Barnosky, 2005). Les choses changent durant les derniers 50 000 ans, pendant lesquels une vague d'extinctions massives balaie, de façon asynchrone, les îles et les continents, à l'exception de l'Afrique. Les glaciations sont évidemment mises en cause mais le livre fondateur de Martin & Klein (1984) marque un véritable tournant, les auteurs démontrent la responsabilité humaine dans ces extinctions. Cette théorie a été contestée par les inconditionnels de l'action climatique mais les preuves en sa faveur se sont accumulées, comme la rapidité, le timing, la sélectivité et la répartition géographique des extinctions,

au point qu'elle ne souffre plus guère de discussion (Koch & Barnosky, 2006 ; McPhee R. D. ed., 1999). Dans ce registre, Alroy (1999) peut affirmer que, bien avant l'apparition de l'écriture, l'homme avait déjà lourdement impacté et détruit une part importante des faunes du globe.

Malgré ces restrictions, dans la littérature paléontologique, les causes abiotiques sont largement favorisées, le climat en premier lieu. Globalement, la biodiversité au cours du Paléozoïque dépend de la température selon Mayhew et al. (2012). Certains groupes, comme les vertébrés ectothermes (e. g. reptiles), réputés particulièrement sensibles à la température, ont été largement sollicités dans la reconstitution des milieux anciens (Lyell, 1830 ; Markwick, 1998), pratique qui, au passage, est largement ouverte aux raisonnements circulaires. Les organismes ne sont pas distribués au hasard dans la nature actuelle ni dans la nature ancienne, les naturalistes ont très tôt observé des contraintes climatiques qui participent à leur répartition géographique (Humboldt & Bonpland, 1807 ; Wallace, 1876 ; Matthew, 1915 ; Darlington, 1948). L'étude des limites de la répartition géographique des espèces actuelles a montré qu'elles coïncident souvent avec des gradients thermiques ou hydriques. Mais des observations plus détaillées mettent aussi en évidence des interactions biologiques. Gaston (2003) a émis plusieurs réserves concernant l'influence des facteurs climatiques sur la distribution des espèces. Ni la coïncidence d'une limite d'espèce avec des facteurs climatiques ni le synchronisme d'un changement climatique avec des changements de limites d'espèces n'impliquent un effet direct du climat. En dehors de la difficulté d'imputer une relation de cause à effet à partir de corrélations, il y a d'autres problèmes, en voici deux principaux : les variables climatiques sont nombreuses et corrélées, la simultanéité de l'une d'entre elles (température moyenne par exemple) avec une limite d'espèce n'implique donc pas une relation directe entre elles. Les changements climatiques influent sur de multiples facteurs biologiques, comme la répartition des ressources, celle des prédateurs ou des parasites qui, à leur tour, entraînent une réponse des espèces. Cependant, l'effet direct d'un facteur climatique peut être déduit avec une certitude raisonnable lorsque les conditions climatiques produisent une mortalité importante des individus ou contrarient leur succès reproductif (Hutchins, 1947). Par exemple, la limite de répartition du scarabée des pins (*Dendroctonus frontalis*) aux États-Unis correspond approximativement à l'isotherme – 16 °C pour les températures extrêmes hivernales. Des expériences et l'observation de populations naturelles montrent qu'exposés à ces températures, 100 % des scarabées meurent (Ungerer et al., 1999, voir d'autres exemples in Gaston, 2003). Mais il ne faudrait pas généraliser ces exemples car les aptitudes physiques et physiologiques de très nombreuses

espèces dépassent largement les conditions les plus dures rencontrées dans leur milieu (Spicer & Gaston, 1999). De nombreux morphologistes et physiologistes pensent que les tolérances des animaux dépendent moins des conditions rencontrées lors de leurs activités routinières que de celles correspondant à des événements rares et traumatisants (Bradshaw, 2003), ce que Gans (1979) baptise de « *excessive construction* ». La répétition des mêmes fonctions et la redondance des systèmes garantissent aux organismes la flexibilité de leurs réponses, un composant du système peut être modifié sans nuire à l'intégrité de l'ensemble (Liem & Wake, 1985).

Paléocène/Éocène transition (PETM). Le PETM (*Paleocene-Eocene Thermal Maximum*) est un événement climatique global qui marque la limite Paléocène/Éocène ~ (-56 millions d'années). De larges quantités de carbone sont libérées dans l'atmosphère et les océans, il s'agit d'un phénomène bref, la décharge de carbone ne dure pas plus de ~20 000 ans, les températures globales grimpent de 5 à 8 °C durant ~200 000 ans. L'apport soudain d'importantes quantités de méthane issues des « **méthane clathrates** » des fonds océaniques serait l'agent responsable, souvent proposé comme la cause de changements climatiques passés ou futurs. Longtemps acceptée, cette théorie est maintenant mise en doute sur des arguments que nous ne développerons pas (voir McInerney & Wing, 2011). Ainsi, la source de carbone serait à rechercher dans le pergélisol (permafrost) antarctique et dans des roches riches en matières organiques exposées dans la province volcanique nord-atlantique. L'intérêt porté au PETM résulte du parallèle qu'il évoque avec la période de réchauffement climatique actuelle, due elle aussi à des apports massifs de carbone dans l'atmosphère, indiscutablement de nature anthropogène. Le PETM montre des analogies remarquables avec le réchauffement climatique actuel et c'est le meilleur modèle géologique disponible pour comprendre la situation présente.

Les organismes marins et terrestres sont largement impactés par cette crise, leur répartition géographique change sensiblement comme leurs habitudes trophiques mais McInerney & Wing (2011) assument que les extinctions sont peu nombreuses sauf chez les foraminifères benthiques. Le milieu terrestre enregistre une poussée de nouvelles apparitions chez les mammifères d'Amérique du Nord et d'Europe à la base de l'Éocène, coïncidant avec le PETM (e. g. Rose, 1981 ; Smith & Smith, 1996 ; Hooker, 1998 ; Gingerich, 2006). Un épisode de dispersion via les hautes latitudes (Smith et al., 2006 ; Beard, 2008), rendues hospitalières par le réchauffement climatique, explique l'arrivée des faunes nouvelles. L'origine de ces dispersions est discutée, elles impliquent non seulement l'Europe et l'Amérique du Nord mais aussi l'Asie avec des faunes de Mongolie qui rappellent celles des autres continents.

Cependant, les corrélations stratigraphiques disponibles sont insuffisantes pour déterminer la (ou les) sources de dispersions. Un autre caractère distinctif de ces nouvelles faunes mammaliennes (au moins en Amérique du Nord) est leur petite taille, avec des individus qui ne mesurent que la moitié de leurs prédécesseurs pré-PETM (Gingerich, 2006 ; Chester et al., 2010). D'autres groupes, comme les lézards, subissent des changements significatifs. Les données paléontologiques disponibles de part et d'autre de l'Atlantique (Smith K., 2011 ; Smith K. & Gauthier, 2013 ; Augé, 2003) confirment un important renouvellement des faunes de squamates durant le PETM. La localité de Dormaal (Belgique) se situe à la limite Paléocène-Éocène, elle enregistre le PETM et a fourni de riches faunes de vertébrés comprenant de nombreux squamates. À vrai dire, l'assemblage de lézards à Dormaal est certainement le plus riche du Paléogène européen et peut être de tout le Cénozoïque. Il compte onze groupes (au niveau familial ou subfamilial) : Gekkota, Iguania (Agamidae & Iguanidae s.l.), Scincoidea, Lacertidae (trunk Lacertidae), Amphisbaenia, Anguidae (Glytosaurinae & Anguinae indet.), Shinisauridae, Varanidae, ?Helodermatidae. La présence des Helodermatidae à Dormaal peut être discutée car elle ne repose que sur la présence de quelques vertèbres (Augé, 1995) mais les hélodermes sont connus avec certitude dans l'Éocène supérieur européen (genre *Eurheloderma*, Hoffstetter, 1957). De plus, Smith K. et al. (2018) ont décrit un squelette bien conservé d'Helodermatidé dans le Lagerstätte de Messel (Allemagne, début de l'Éocène moyen), ce qui rend plus vraisemblable la présence de la famille dans l'Éocène inférieur. La diversité des lézards à Dormaal est réellement surprenante : pour mémoire, l'Europe actuelle ne compte que 7 groupes familiaux de lézards et les continents les plus riches (Amérique, Afrique, Asie) n'en comptent pas plus de onze. On retrouve ces groupes, plus ou moins bien représentés, dans de nombreuses localités de l'Éocène inférieur du Bassin de Paris (Augé, 2005). Malheureusement, les faunes de squamates de la période pre-PETM en Europe sont plutôt mal représentées. Quelques gisements comme Cernay-Berru, Rivecourt, Montchenot ont livré des restes de lézards (Folie et al., 2013 ; Augé et al., 2021 ; Smith T. et al., 2014), la composition de ces faunes Paléocène reste assez homogène à travers les différentes localités, ce qui laisse penser qu'elles peuvent être représentatives. Elles ne comportent qu'un nombre limité de groupes (au moins si on les compare aux faunes post-PETM : Amphisbaenians primitifs, Scincoidea, Anguidae, Shinisauridae et ? Lacertidae).

En Europe et en Amérique du Nord la richesse des faunes post-PETM est interprétée comme une phase d'immigration massive corrélée au réchauffement climatique. L'augmentation des températures ouvre des voies

de dispersion jusqu'ici interdites à des lézards thermophiles (e.g. Varanidae, Agamidae, Shinisauridae, Gekkonidae), telles que les corridors du Groenland et de la Beringia qui relient les continents de la zone Nord-Atlantique, Asie incluse (Scotese, 2004). Ces changements sont illustrés par la découverte d'une flore subtropicale et de ce qui pourrait être le premier fossile du genre *Varanus* dans l'Éocène inférieur de l'île d'Ellesmere (Estes & Hutchinson, 1980) située au-delà du cercle arctique canadien. Des échanges avec l'Asie ont déjà été proposés pour les mammifères (Beard & Dawson., 1999) et les lézards (Godinot & De Lapparent de Broin, 2003). Par la suite, la fin de l'Éocène inférieur en Europe de l'Ouest voit la disparition de plusieurs groupes de lézards (Varanidae, Agamidae, Amphisbaenia). Après le PETM, un important turnover affecte aussi les faunes de mammifères en Europe, avec la disparition rapide de plusieurs groupes, particulièrement chez les carnivores (Arfianinae, Sinopinae, Oxyaenodonta, Solé et al., 2013 ; 2014). Ces disparitions sont souvent associées à la dégradation climatique post-PETM et à la fin de l'optimum climatique de l'Éocène inférieur (Zachos et al, 2001) mais il n'y a pas de réelle concordance entre ce dernier événement et les disparitions. Le Lagerstätte de Messel conserve une faune mondialement connue, datée du début de l'Éocène moyen et qui présente encore tous les caractères d'une faune tropicale (voir livre Smith et al., 2018 : *Messel – An Ancient Greenhouse Ecosystem*). Ainsi d'autres facteurs pourraient être en jeu. L'intense période d'échanges fauniques actuelle conduit souvent à un accroissement de la diversité régionale (Ricklefs, 2005 ; Sax et al., 2005). Ainsi, Tilman et al. (1996) s'interrogent sur les suites d'une telle diversification et proposent la notion de « dette d'extinction ». Son origine est à rechercher dans une théorie qui soutient tout un pan de la pensée écologique, celle de « capacité de support, *carrying capacity* » : un milieu donné ne peut supporter qu'un nombre limité d'espèces, il existe un point d'équilibre (McArthur & Wilson, 1967) au-delà duquel le renouvellement des espèces accélère et conduit à l'extinction de certaines d'entre elles, d'où l'idée de dette d'extinction. Ainsi la communauté de lézards présente au moment de la limite Paléocène/Éocène en Europe de l'Ouest pouvait dépasser ce point d'équilibre ce qui expliquerait la perte de diversité post-PETM.

Nanisme et limite Paléocène – Éocène. À propos du nanisme constaté chez les mammifères d'Amérique du Nord coïncidant avec le PETM, Gingerich (2003) passe en revue plusieurs hypothèses : la règle de Bergmann énonce que la taille des espèces s'accroît lorsque la température décroît et inversement (Bergmann, 1847). Un tel effet ne peut être écarté complètement mais Gingerich admet qu'il ne saurait, à lui seul, être responsable de la diminution de taille constatée. Cet auteur pointe la responsabilité d'un excès de CO^2 dans

l'atmosphère perturbant le métabolisme des végétaux qui, à leur tour, limitent la croissance des herbivores. Cette théorie est tout à fait plausible mais elle demande des vérifications expérimentales. Je voudrais suggérer une autre possibilité, pas forcément en contradiction avec celles qui précèdent. L'afflux de mammifères migrants durant le PETM conduit à une augmentation de leur diversité en Amérique du Nord (Niveau Wa0 dans la stratigraphie du Paléogène Nord-Américain), Gingerich (2003) ; Rose et al. (2012). Le seuil d'équilibre (ou capacité d'accueil) a donc pu être dépassé temporairement, entraînant des extinctions. Mais il existe peut-être une autre réponse : les espèces deviennent plus petites, ce qui diminue leur demande énergétique globale et rapproche les faunes de leur seuil d'équilibre. Quelle valeur attribuer à une telle explication, à vrai dire purement théorique ? L'évaluation est difficile mais il existe au moins un modèle constaté et qui relève de circonstances présentant plusieurs ressemblances avec celles décrites ici. Il s'agit du nanisme insulaire avec des formes remarquables comme les mammouths nains, un oxymore familier aux paléontologues mais aussi au grand public. Durant une transgression marine ou lors de mouvements tectoniques, des marges continentales peuvent se trouver isolées, leur faune devient insulaire avec des contacts limités ou inexistants avec leurs congénères continentaux. C'est surtout dans ce contexte que naît le nanisme insulaire. La première conséquence de l'isolement insulaire est un appauvrissement de la diversité, des espèces s'éteignent, d'autres subsistent, les plus grandes connaissent souvent une diminution spectaculaire de leur taille. L'explication tient à la raréfaction des ressources dans une situation insulaire, sensible surtout pour les animaux de grande taille qui, par constitution, ont besoin de plus de ressources. Beaucoup de paléogéographes conviennent que la diminution de taille sur les îles est un moyen de limiter la demande énergétique des individus (Brown & Lomolino, 1998 ; Lomolino 2005). Reste à savoir si l'on peut appliquer cette explication dans un milieu continental, cela dans des circonstances très particulières ?

2. 6. 4 Sur les causes en macroévolution

On connaît la théorie du « bassin oscillant ou sloshing bucket » due à Eldredge (2003) ou celle des pulsions climatiques selon Vrba (1993). Ces auteurs soutiennent que seuls des facteurs abiotiques sont capables de modifier durablement le trajet de l'évolution biologique. La magnitude des perturbations détermine l'importance des changements affectant les écosystèmes, ce qui, en soi, n'est guère surprenant. La disparition des dinosaures (i. e. non-avian dinosaures) au cours de l'extinction massive

Crétacé/Tertiaire et la diversification rapide des mammifères qui s'en suit restent le paradigme incontournable de ces idées. Ici se dessinent les nombreuses convergences entre macroévolution et causes physiques de l'évolution biologique, au point que la présente section pourrait tout aussi bien être couverte par le terme macroévolution. Voici quelques questions, inspirées par Bromham & Cardillo (2019), qui relèvent des deux domaines : comment expliquer la diversité des dinosaures ? Pourquoi la diversité ancienne est-elle liée à la configuration des continents ? Pourquoi les tropiques abritent-ils plus d'espèces que les zones tempérées ? À l'évidence, les réponses à ces questions ne se limitent pas à l'examen de changements dans la fréquence des gènes mais les taux d'extinction, de diversification des lignées et leur répartition géographique doivent être considérés. Ces observations à grande échelle impliquent-elles des mécanismes qui ne se manifestent qu'à ces échelles, distincts des mécanismes propres à la génétique des populations ? (voir plus haut, 2. 5).

Quoi qu'il en soit, s'il est maintenant possible d'avancer quelques généralisations, je voudrais reprendre les réflexions de Lawton à propos des causes en écologie et en macroécologie : « pour beaucoup de processus en macroécologie il est extrêmement improbable qu'il n'y ait qu'une seule explication. L'expérience montre qu'il est beaucoup plus profitable d'étudier la contribution de plusieurs mécanismes plutôt que de se polariser sur une seule, monolithique causalité » (Quinn & Dunham, 1983 ; Lawton, 1999 ; 2000). Ces propositions ne sont pas réservées à la seule écologie, elles peuvent être étendues à d'autres domaines, notamment ceux explorés ici avec la biodiversité ancienne et actuelle.

2. 7 « L'hypsodontie chez les mammifères »

Je terminerai ce chapitre par un classique de la paléontologie mammalienne, l'apparition de dents **hypsodontes** (dents avec des couronnes élevées et une croissance prolongée au cours du Tertiaire, notamment durant le Miocène). En apparence, l'explication est simple : le climat devient plus chaud et plus sec durant cette période, permettant l'extension des prairies et ouvrant de nouvelles opportunités aux mammifères qui se nourrissent d'herbe. C'est une ressource très abondante et pérenne mais plus abrasive que les fruits ou les feuilles en raison de son contenu en silice, provoquant une usure marquée des dents, leur croissance continue et des adaptations digestives. En réponse à cette contrainte, des herbivores hypsodontes apparaissent dans le paysage, les dents hypsodontes évoluent en réponse à l'usure causée par la silice contenue dans les herbes. Voici une explication des plus claires mais si

l'on regarde de plus près le phénomène de l'hypsodontie, tout se complique. Un bel exemple d'hypsodontie est exposé dans l'évolution des dents des chevaux durant le Miocène d'Amérique du Nord (MacFadden, 1992).

Les dents hypsodontes évoluent dans divers milieux, répartis entre l'Amérique, l'Australie, la Nouvelle-Zélande, l'Afrique de l'Est et de nombreuses îles dont certaines situées en Méditerranée mais c'est chez les mammifères d'Amérique du Sud que les exemples sont les plus nombreux, là où 26 groupes ont évolué vers l'hypsodontie, quelquefois dès l'Éocène en Patagonie. Les précurseurs des études sur l'hypsodontie ont tous opéré en Patagonie, avec Gaudry (1902), Ameghino (1906) et Scott (1913). Comment expliquer la prévalence de l'hypsodontie et son apparition précoce en Patagonie ? Quels types d'environnements ont favorisé cette adaptation dentaire ? Des coïncidences existent dans le monde entre la présence de l'hypsodontie, les sources de minéraux abrasifs, leur mobilisation et leur transport. Ces coïncidences ne sont pas parfaites, chaque région a sa signature et l'ensemble des facteurs environnementaux doit être examiné (Madden, 2015).

2. 7. 1 Amérique du Sud

Pascual & Ortiz-Jaureguizar (1990) ont identifié une cause possible de la généralisation de l'hypsodontie en Amérique du Sud, avec l'émission de grandes quantités de matériel **pyroclastique** riche en silice par les volcans de la Cordillère des Andes. La documentation fossile en Amérique du Sud montre que les premières traces d'hypsodontie débutent de façon synchrone et indépendante chez de nombreux groupes de mammifères herbivores et se poursuivent durant tout le Cénozoïque. Pendant cette période, le volcanisme de la Cordillère a été une source de cendres volcaniques sujettes à l'érosion et au transport vers les terres plus basses situées à l'Est du continent, notamment la Patagonie. Chez les mammifères herbivores, les travaux de Madden (2015) montrent que les sols volcaniques des Andes ont une influence positive sur la hauteur des couronnes dentaires, les carnivores et les frugivores ne présentent pas cette tendance. Si le volcanisme est la principale source de minéraux abrasifs, l'érosion due aux glaciers andins est le principal processus érosif, permettant la mobilisation et le transport de ces particules.

Sans surprise, les plus grandes occurrences de mammifères hypsodontes se trouvent alignées à l'Ouest du continent, le long de la Cordillère. De plus, les glaciers andins ont une distribution discontinue, avec trois zones distinctes. La zone la plus au Nord est située en Colombie-Equateur ; la zone centrale se partage entre le Pérou, le Chili, la Bolivie et le nord de l'Argentine ; la zone la

plus méridionale s'étend au sud du Chili et de l'Argentine. Il existe aussi trois zones où l'hypsodontie est la plus développée, elles s'alignent plus ou moins sur les zones précédentes mais avec un décalage vers l'Est du continent. Ceci implique que, à partir des sources de poussières abrasives (volcans et glaciers), les particules aient été transportées par des mécanismes de dispersion qui ne peuvent être que physiques, comme le vent et les tempêtes de poussières associées. Ces résultats, compilés et analysés par Madden (2015) montrent que la compréhension d'une disposition relativement simple de l'anatomie dentaire requière plusieurs niveaux d'explication.

2. 7. 2 Nouvelle-Zélande

L'usure marquée des dents chez les moutons en Nouvelle-Zélande a fait l'objet de nombreux travaux. Les premières constatations relèvent l'ingestion de particules du sol lorsque les moutons paissent. Les moutons peuvent absorber plusieurs dizaines de grammes de sol chaque jour, un facteur important d'usure dentaire. Ce processus nommé syndrome de Wairarapa est surtout connu dans l'île du Nord, au bord d'un plateau volcanique (West, 2002). L'érosion du sol et ses variations saisonnières ou annuelles semblent une des clés de cette usure. Les variations saisonnières sont importantes, 70 % de l'usure annuelle des incisives a lieu de Juillet à Septembre, i. e. pendant l'hiver austral (Thurley, 1984). Des variations annuelles importantes ont aussi été enregistrées, par exemple en 1977-1978, années où des glissements de terrain dus à de fortes pluies, suivies par des périodes de sécheresse, ont affecté le district de Wairarapa. Pendant ce temps, l'usure dentaire s'est trouvée exacerbée. Des facteurs climatiques variés interviennent donc avec l'érosion des sols et la mobilisation des particules abrasives, menant à l'hypsodontie. Ainsi, les valeurs d'usure maximale coïncident avec un événement **El Niño** qui dérègle le climat de toute la sphère Pacifique.

Les deux îles principales qui forment la Nouvelle-Zélande sont situées le long de plaques tectoniques convergentes, leur relief est accidenté, les sols sont fortement soumis à l'érosion, la déforestation affecte ces surfaces et des perturbations plus ou moins cycliques et de grande ampleur comme La Niña – El Niño dérèglent le climat. Ces îles réunissent aussi une forte concentration de volcans **rhyolithiques** et les cendres volcaniques sont un composant significatif des sols de l'île du Nord (Gibbs, 1968). Les dépôts volcaniques contenant des particules abrasives peu consolidées sont entraînés par l'eau et le vent vers les collines et les terres de basse altitude où ils sont intégrés au sol et, éventuellement, ingérés par les moutons. Ainsi le taux d'usure des dents peut être expliqué par les variations saisonnières de l'érosion des sols, plus

importante en hiver mais l'usure dépend aussi de phénomènes globaux comme La Niña – El Niño. D'autres éléments ont pu être négligés ici, comme la densité des moutons et l'intensité du pâturage, eux aussi capables d'affecter l'érosion des sols.

2. 7. 3 Australie

L'Australie est le continent le plus aride du globe (hormis l'Antarctique). C'est aussi le plus bas et le plus dépourvu de reliefs. Ce continent est aussi connu pour son instabilité climatique jalonnée d'événements extrêmes. L'Australie accueille une faune mammalienne unique (principalement des **Marsupiaux** accompagnés d'**Euthériens**, membres des Rodentia, Muridae uniquement, venus plus tard). L'arrivée récente de mammifères introduits par l'homme a profondément perturbé les faunes natives. Malgré les conditions climatiques australiennes, on compte très peu de cas d'hypsodontie chez les marsupiaux, les wombats (marsupiaux fouisseurs) étant un des rares exemples. Ceci montre, a minima, que chez les marsupiaux aucune contrainte fonctionnelle ou due au développement n'empêche l'évolution de l'hypsodontie comme Janis (1989) ou Sanson (1980) ont pu l'écrire.

En Australie, les études de l'usure dentaire se sont tournées vers les élevages de moutons du Sud-Est Australien (Arnold et al., 1966). Elles ont montré une abrasion considérable des incisives des moutons (par exemple, 12 mm de la hauteur de la couronne dentaire peuvent être entamés sur une période de deux ans). Ce processus est associé à une densité importante du cheptel qui entraîne une érosion des sols et une abrasion directe des dents au contact de la surface du sol (Arnold et al., 1966). Depuis l'arrivée des premiers éleveurs de moutons en Australie, on estime que le pâturage a augmenté les flux de sédiments dans certaines régions du Sud-Est australien (Nouvelle-Galles du Sud et Victoria) de plus de 150 fois, avec l'accélération de l'érosion des sols. Il existe d'autres sources de sédiments, d'origine climatique : le système fluvio-éolien mobilise, sous forme de tempêtes de poussières, les sédiments des régions centrales et désertiques de l'Australie, notamment ceux du lac Eyre. Ce lac s'assèche durant la saison sèche et sa charge sédimentaire, découverte, est entraînée vers les régions plus fertiles du Sud-Est australien. Mais l'importance de ce mécanisme dans l'usure des dents doit être relativisée selon Madden (2015). Un mécanisme plus efficace consiste dans le pâturage intensif des moutons qui dénude les surfaces et facilite l'ingestion des sédiments. Le peu d'importance de l'hypsodontie chez les marsupiaux endémiques australiens, actuels ou fossiles, renforce cette hypothèse. L'Australie est un continent stable depuis le début de l'époque

cénozoïque, le volcanisme et l'activité tectonique y sont très réduits, d'où la relative rareté des sédiments. Par exemple, les sols volcaniques couvrent seulement 85 km2 de l'Australie (0,001 % des sols australiens) alors qu'ils couvrent 32 100 km2 (12,5 %) des sols de la Nouvelle-Zélande (Lowe & Palmer, 2005). Selon Madden (2015) les modèles qui évoquent l'aridité et l'instabilité climatique dans l'évolution de l'hypsodontie en Australie sont incomplets. Un phénomène auto-entretenu avec le pâturage excessif des sols par les moutons doit aussi être pris en compte.

En résumé, une évolution dentaire dont l'étiologie est apparemment simple, l'hypsodontie, se révèle, après examen, être la résultante de nombreux mécanismes physiques (volcanisme, érosion, climat, phénomènes cycliques comme El Niño – La Niña) mais aussi biologiques (densité des populations et surpâturage). De plus, ces manifestations sont hautement variables et prises dans leur ensemble, elles peuvent faire de chaque cas un événement singulier. Ces développements sur l'hypsodontie s'inspirent très largement du livre de Madden (2015).

2. 8 « Conclusion »

Le temps où la paléontologie et les paléontologues étaient considérés comme de simples illustrateurs de la théorie de l'évolution est maintenant révolu. La paléontologie a révélé des événements majeurs comme l'avènement bref mais d'extension mondiale de la faune édiacarienne et l'origine quasi simultanée des grandes formes d'organisation animale au cours du Cambrien (révolution cambrienne). Ces événements, à l'instar de beaucoup d'autres enregistrés dans les couches géologiques, sont proprement incompréhensibles si on les envisage à travers l'environnement physique et biologique rencontré dans la nature actuelle.

Sélection naturelle

3. 1 « Une brève histoire de la sélection naturelle »

3. 1. 1 L'aube du Darwinisme

Si l'idée de la transformation des espèces au cours des temps géologiques fait son chemin depuis les travaux de Lamarck, il faut attendre les contributions de Darwin et de Wallace pour qu'un mécanisme plausible soit proposé. Depuis l'Indonésie où il a élu domicile et où il étudie et collecte la faune locale, Wallace (1858) transmet un manuscrit à Darwin dans lequel il consigne l'essentiel de ses idées sur l'évolution biologique. Ce dernier comprend alors que Wallace est arrivé aux mêmes conclusions que lui et que le temps est venu d'exposer sa théorie. Lors d'une séance de la Société Linnéenne de Londres en Juillet 1858, Darwin donne lecture des résultats de Wallace et des siens propres. Les deux auteurs ont remarqué que des changements minimes des caractères dans une population pouvaient se transmettre à d'autres générations et, s'ils étaient bénéfiques, mener au remplacement des populations initiales par de nouvelles espèces. L'année suivante, Darwin (1859) publie *l'Origine des espèces par la sélection naturelle*, livre fondateur dans lequel il développe tout un éventail d'arguments appuyant sa théorie. Après la sixième édition de l'origine des espèces en 1872, Darwin peut affirmer que pratiquement tous les naturalistes adhèrent au principe de l'évolution. Il n'en est pas de même de la sélection naturelle qui suscite beaucoup de réserves, ce mécanisme à lui seul ne permettrait pas d'expliquer la diversité et l'histoire du monde vivant. Par exemple, une très sérieuse limitation résulte de la connaissance rudimentaire des principes de l'hérédité à cette époque et Darwin ignorera toujours les fondements de l'hérédité mendélienne.

3. 1. 2 L'éclipse du Darwinisme

Le développement de la génétique débute au cours des années 1900 et

marque une nouvelle étape dans la compréhension de la biologie évolutive. Cependant, elle correspond aussi à une profonde remise en cause des conceptions darwiniennes, de la sélection naturelle en premier lieu. À vrai dire, les biologistes, dans leur grande majorité, ne doutent pas que la sélection naturelle soit capable de produire les changements de faible amplitude observés à l'intérieur d'une espèce mais ils ne croient pas qu'elle intervienne dans l'apparition d'espèces nouvelles. Pour eux, les espèces résultent de l'arrivée d'événements rares et de grande ampleur, de « sauts évolutifs » qui échappent au domaine de la sélection naturelle. William Bateson et Hugo De Vries, pionniers de la génétique et ayant contribué à la diffusion des travaux de Mendel, se distinguent comme les principaux tenants des sauts évolutifs, sans formes de transition entre les espèces (Bateson, 1894 ; De Vries, 1901-1903). De Vries étudie des transformations soudaines chez les plantes et en déduit que des mutations génétiques produisent ces transformations, elles sont directement capables d'isoler de nouvelles espèces. La sélection naturelle pourrait intervenir dans l'amélioration des nouvelles espèces mais son rôle n'est qu'accessoire, l'essentiel vient des mutations génétiques, par essence discontinues, permettant l'isolement direct de nouvelles espèces. Ainsi, la nature imprévisible et soudaine des mutations génétiques est intégrée au niveau des individus, leur **phénotype** change brutalement et ils se trouvent isolés des autres membres de l'espèce. Toute la question est de savoir si ce transfert est légitime, ce qui revient à étudier la formation des espèces nouvelles, i. e., la spéciation (chapitre 8). Il semble que, récemment, l'attention se soit reportée sur ces travaux anciens et que le rôle des mutations dans la création des barrières liées à la reproduction et donc à l'origine des espèces soit en passe d'être reconsidéré, tout au moins par certains auteurs (e. g. Nei & Nozawa, 2011).

Ces théories sont qualifiées de **mutationnistes** par opposition au **gradualisme** darwinien. En d'autres termes, les adeptes du mutationnisme proposent deux étapes dans le déroulement de l'évolution : la microévolution qui consiste dans des fluctuations de la fréquence de variants mineurs au sein des populations ou dans la suppression de mutations néfastes et la macroévolution qui se donne comme objectif, entre autres choses, de comprendre l'apparition de nouvelles espèces.

3. 1. 3 La synthèse moderne de l'évolution

Un nouveau changement dans les idées intervient dans les années 1920-1930, avec un retour en faveur de la sélection naturelle. Des expériences menées sur les drosophiles, promues notamment par le groupe de

T. H. Morgan, montrent que les mutations de faible portée ne sont pas rares et que leurs effets peuvent s'additionner et aboutir à des changements morphologiques notables (Morgan, 1916). Ronald Fisher établit, au moyen de développements mathématiques, que de faibles variations héritables peuvent s'accumuler dans les populations soumises à la sélection naturelle et ainsi entraîner des changements phénotypiques importants (Fisher, 1930). La synthèse moderne de l'évolution entérine ces développements, elle considère comme acquis le fait que la microévolution explique la macroévolution. De plus, à la suite de Darwin, elle recrute des supports dans de nombreux secteurs de la biologie, tels que la génétique, la biogéographie, la systématique, l'écologie, la paléontologie, à l'exception notable de la biologie du développement. Quels sont les principaux axiomes de cette synthèse ? L'unité soumise à la sélection est une population d'organismes et non l'individu ; l'évolution résulte des mutations affectant le génome, mutations qui se produisent au hasard et sur lesquelles les conditions extérieures n'ont, en principe, pas de prise ; la sélection naturelle (au niveau de l'organisme individuel), agissant à partir des variations génétiques qu'elle retient ou non, est la cause majeure de l'évolution, au moins de celle des caractères adaptatifs ; dans les populations réduites, des changements dans la composition du génome peuvent résulter d'une **dérive génétique** (***genetic drift***), agissant au hasard ; les nouvelles espèces se forment après divergence entre populations d'une espèce ancestrale (Nei & Nozawa, 2011).

La suite montrera que cette désignation de synthèse pourrait être usurpée. Rapidement, l'attention se focalise sur les fondements génétiques de la synthèse, tout dans l'évolution semble se réduire à des changements dans la fréquence des gènes et les autres disciplines, comme l'écologie ou la paléontologie se voient reléguées au rang d'utilités même si Maynard Smith (1984 a), à l'occasion, condescend à inviter les paléontologues à la « haute table de l'évolution ». Au fond, les acteurs de la synthèse estiment que tout ou presque tout a été dit sur l'évolution et si des données nouvelles apparaissent, elles doivent forcément s'intégrer au corpus existant.

3. 1. 4 Une remise en cause de la synthèse ?

Ce sont les paléontologistes qui, les premiers, osent secouer le joug, si l'on ose dire, avec la théorie des équilibres ponctués. Gould & Eldredge (1977) constatent l'apparition brusque de nouvelles espèces dans les archives fossiles, suivie de longues périodes de stabilité (stases évolutives), modèle qui s'oppose au gradualisme Darwinien. Stanley (1975) écrit « Si la plupart des changements évolutifs apparaissent au moment de la spéciation et si la

spéciation est un événement largement soumis au hasard, la sélection naturelle ne peut pas jouer de rôle déterminant dans la course de l'évolution. La macroévolution est découplée de la microévolution ». Évidemment, de telles déclarations constituent un terrain hautement inflammable qui attirera une pluie de critiques sur les partisans des équilibres ponctués. Ce thème a été traité plus longuement dans la section paléontologie (voir 2. 2. 1).

Il existe beaucoup d'autres points litigieux non résolus, voire contradictoires avec les prémices et les conclusions de la synthèse : la sélection naturelle peut-elle expliquer la diversité biologique ? Deux biologistes éminents, E. O. Wilson et E. Mayr donnent des réponses équivoques mais d'où il ressort que la seule action de la sélection naturelle ne peut mener à la formation de nouvelles espèces (**cladogenèse**). Wilson (1992) écrit que le titre du livre « de l'origine des espèces » est trompeur car Darwin n'envisage la spéciation qu'à travers la transformation d'une espèce en une autre (**anagenèse**) donc sans accroissement de la diversité. Mayr (1994), un des fondateurs de la théorie synthétique, rappelons-le, insiste sur le problème de la cohésion du pool génétique de l'espèce. La sélection naturelle, selon lui, n'est pas capable de produire une restructuration de ce pool menant à la naissance d'une nouvelle espèce, seul l'isolement spatial (**spéciation géographique** ou **allopatrique**) a ce pouvoir. Il va même plus loin et affirme que les mécanismes d'isolement conduisant à la spéciation « sont sans valeur sélective en eux-mêmes ». L'isolement géographique d'une petite population est responsable de fluctuations génétiques prononcées, une révolution génétique selon Mayr. Ces thèmes sont toujours d'actualité, si l'opposition entre partisans de la **spéciation sympatrique** et géographique a perdu de sa vigueur, plus récemment la notion de **spéciation écologique** tente de remettre la sélection naturelle au cœur des mécanismes de la spéciation (e. g. Nosil, 2012, voir chapitre spéciation).

Des processus dits neutres, i. e. sans intervention de la sélection naturelle, peuvent-ils intervenir dans l'évolution ? Ils ont été proposés au niveau génétique et pour les communautés d'organismes (Ohta, 1992 ; Hubbell, 2001). La présence généralisée de compromis (**trade-off**) dans les phénomènes biologiques ne rend-elle pas la notion d'optimisation et de **pic optimal de fitness** (**fitness pic**) plus ou moins caduque ? On sait maintenant que le phénotype n'est pas une mosaïque de caractères singuliers contrôlés chacun par un gène mais le produit d'un système complexe d'interactions capable d'intégrer les nombreuses variations du milieu (Waddington, 1957). Virtuellement, chaque composant du phénotype est un compromis entre des pressions sélectives souvent opposées. Après des décennies de recherche, la question de l'émergence et de l'utilité du sexe reste ouverte et mal comprise.

Un présupposé darwinien, la notion de seuil d'équilibre, qui stipule que la diversité locale ou globale est limitée jusqu'à un niveau au-delà duquel les ressources vont manquer, est largement contesté (Rohde, 2005).

Une critique récurrente est adressée à la sélection naturelle : elle ne serait qu'une tautologie et Stanley (1979 : 192), parmi d'autres, résume la question ainsi : « je tends à être en accord avec ceux qui regardent la sélection naturelle comme une tautologie plutôt qu'une véritable théorie (voir révision par Peters, 1976). C'est seulement une description de ce qui arrive, sans pouvoir de prédiction, car les individus dits favorisés ne sont reconnus comme tels qu'après l'action du processus (sélection naturelle) supposé les favoriser. La doctrine de la sélection naturelle implique que les plus aptes connaissent le succès mais les plus aptes sont définis comme ceux qui connaissent le succès. Cette circularité ne compromet pas la valeur heuristique de la sélection naturelle… »

Il y a là une vraie difficulté, à laquelle beaucoup d'auteurs se sont confrontés. Par exemple, on lit dans Delsol et al., (1983) : 48 « un auteur qui admet l'existence de la sélection naturelle a parfaitement le droit d'estimer, en examinant un lot de survivants dans une cage à population ou dans la nature, que *ces sujets étaient les plus aptes puisqu'ils ont survécu.* » (italiques ajoutés.) Ainsi, ces auteurs, lorsqu'ils veulent montrer l'existence et les effets de la sélection naturelle, réutilisent (doit-on dire recyclent ?) l'argument circulaire. Ils doivent admettre l'existence de la sélection naturelle pour en quelque sorte démontrer son existence ; la question n'est pas d'avoir le droit d'estimer qu'un processus a eu lieu mais de *démontrer* qu'il a eu lieu. On peut parfaitement objecter ici que les survivants sont là parce qu'ils ont eu de la chance dans un environnement hétérogène. Pourtant, la grande majorité des évolutionnistes admettent le rôle primordial de la sélection naturelle et cette théorie compte comme l'un des grands achèvements de Darwin et même de toute la biologie. Comment sortir de la prétendue circularité de l'argument ? Étonnamment, Mayr (1994 : 122) nous propose la formule suivante : « la sélection naturelle… signifie tout simplement que le meilleur génotype a de meilleures chances de survie ». C'est retomber dans la tautologie : Qui a le meilleur génotype ? celui qui a les meilleures chances de survie. Qui a les meilleures chances de survie ? Celui qui a le meilleur génotype.

3. 2 « Preuves et conditions de la sélection »

3. 2. 1 Preuves de la sélection

Par quel(s) moyen(s) peut-on mettre la sélection naturelle en évidence ? Il suffit de démontrer qu'un caractère, (ou des caractères) porté(s) par les

individus qui survivent et se reproduisent, offre un avantage tangible dans la situation où se trouvent les sujets (cage d'élevage ou milieu naturel). L'étape suivante sera d'identifier le (les) gène(s) responsables de ce caractère et comprendre leur variabilité d'expression suivant les situations. Quoi qu'il en soit, l'effet d'un caractère sera jugé sur son influence dans la survie des individus et/ou sur la production plus efficace de descendants (la fitness).

Des preuves indiscutables et toujours plus nombreuses de l'action de la sélection naturelle et de l'adaptation des organismes ont été réunies par Endler (1986), Kingsolver et al. (2001), Thompson J. N., (2013), la liste est loin d'être complète. Des signatures incontestables de l'action de la sélection sur des séquences d'ADN sont maintenant connues (voir 6. 6. 3). Les données recueillies à partir de l'histoire de vie des espèces, leur comportement, leurs traits morphologiques sont largement compatibles avec les modèles adaptatifs proposés.

Lewontin (1970) définit trois conditions pour que la sélection naturelle et l'évolution darwinienne se concrétisent.

1. Une unité de sélection capable d'exprimer des caractères et de les maintenir durant son existence et capable de les répliquer pour produire une autre génération des mêmes unités (en d'autres termes, un individu).

2. Des variations dans les traits, exposées par l'unité de sélection et héritables quand l'unité se réplique.

3. Un mécanisme de sélection, qui peut discriminer les variants favorables et modifier la composition des populations de cette unité, en affectant soit leur survie soit leur fécondité.

Ces principes nous font entrevoir quel type d'unité biologique peut remplir ces conditions. Le gène est capable de réplications et de variations mais, à l'évidence il lui manque l'appareil permettant d'exprimer et de maintenir les caractères. Par contre, l'individu remplit ces conditions, il réunit phénotype et génotype dans une unité fonctionnelle largement autonome, c'est d'ailleurs un des leitmotivs de Mayr (1994) et pour Smith & Morowitz (2016) la naissance de l'évolution darwinienne commence avec l'apparition de l'individu, séparé du milieu physico-chimique ambiant (Buss, 2007).

3. 2. 2 La phalène du bouleau

Un exemple, à la fois emblématique et historique, illustre ces trois conditions : la forme courante du papillon *Biston betularia* (la phalène du bouleau) en Europe du Nord possède des ailes blanches tachetées de noir (forme peppered), coloration optimale pour passer inaperçu sur des branches couvertes de lichens et échapper ainsi aux prédateurs, des oiseaux en l'espèce.

Dans les années 1830, une forme mélanique de *Biston betularia* apparaît (nommée carbonaria, de couleur noire) dans les districts industriels de l'Angleterre, près de Manchester en particulier et elle devient la forme dominante dans ces régions au cours du XIXe siècle, remplaçant en grande partie les individus de couleur blanche. La pollution par la suie des industries qui n'utilisent que du charbon est bientôt mise en cause, elle détruit les lichens des arbres dont l'écorce se couvre de suie. La coloration blanche ne sert plus de camouflage contre les prédateurs, par contre la forme carbonaria est favorisée et se répand dans le milieu. À la fin du XIXe siècle, à proximité des centres industriels anglais, la forme carbonaria domine les populations de *Biston betularia* dans des proportions pouvant atteindre 98 %. Ce remplacement est très certainement l'œuvre de la sélection naturelle, via l'action des oiseaux prédateurs. Des observations et des expériences menées par Kettlewell (1973) confirment que les oiseaux se nourrissent surtout des papillons non mélaniques et que le camouflage des formes carbonaria est une adaptation. A contrario, la ruine des industries charbonnières anglaises entraîne un retour de la forme peppered au détriment de la carbonaria, en même temps qu'elle mène à un retour des lichens sur les arbres : la couleur sombre ne joue plus son rôle de camouflage contre les prédateurs, bien au contraire et la forme « peppered » redevient dominante. La mutation qui a permis cette adaptation à un changement de l'environnement est maintenant déchiffrée (Van't Hof et al., 2016). Ici, il s'agit d'un résumé très succinct et des critiques sérieuses, que je ne discuterai pas, ont été émises, comme le fait de ne considérer que la couleur dans les modifications subies par le papillon (voir Majerus, 1998 pour une compilation de ces réserves et pour une révision d'autres cas de mélanisme, on peut aussi consulter avec beaucoup de profit le site entretenu par G. & N. Ciavatti).

3. 2. 3 Les expériences de Richard Lenski

Je ne voudrais pas multiplier des exemples qui ont déjà été exposés ailleurs mais en voici deux autres qui me semblent importants. Richard Lenski, de l'Université du Michigan, a mené une série d'expériences de long terme (plus de vingt ans) sur des cultures de la bactérie *Escherichia coli*. Le glucose est l'aliment fourni aux bactéries, en quantité limitée, ainsi que des sels minéraux alors que du citrate que les bactéries *E. coli* ne métabolisent pas en condition aérobie sert de support. Chaque population (qui correspond à un milieu expérimental in vitro) donne six à sept générations chaque jour. Dans ces conditions, avec des ressources limitées qui favorisent la compétition, Lenski et ses collaborateurs observent l'apparition de nouvelles mutations et les

bactéries évoluent dans plusieurs directions : certaines se reproduisent plus vite, leur taille augmente ainsi que le taux des mutations. Ces changements sont interprétés comme donnant de meilleures chances de survie dans un environnement aux ressources limitées où certains mutants peuvent se reproduire plus vite. Il est alors logique d'attribuer ces changements à la sélection naturelle agissant sur de nouvelles mutations. Peu après la 30 000e génération, un événement inattendu survient : dans un des flacons, le milieu nutritif se trouble, indiquant une forte densité de bactéries, bien plus élevée que celle des autres flacons. Les chercheurs pensent tout d'abord à une contamination du milieu mais des vérifications montrent que ce n'est pas le cas, seules les *E. coli* sont en cause. Ils découvrent alors qu'une lignée *d'E. coli* a développé la potentialité de métaboliser le citrate en condition aérobie, ce qui lui donne un avantage compétitif qu'il n'est pas besoin de détailler. Ce résultat est remarquable car il démontre qu'une population d'*E. coli* a évolué vers une nouvelle voie biochimique qui lui ouvre, dans le cadre de cette expérience, précisons-le, de toutes nouvelles perspectives évolutives. Ainsi, cette évolution correspond à un changement fondamental dans les processus biochimiques permettant la métabolisation des nutriments chez *E. coli*, présentée comme une innovation majeure par l'équipe de Lenski (Lenski, 2004 ; Blount et al., 2008). Les bases génétiques de cette innovation seront déchiffrées un peu plus tard par Blount et al. (2012) (voir aussi 10. 4. 3 pour des précisions importantes). D'autre part, une présentation didactique des expériences de Lenski mérite d'être consultée dans Podcast Science (dossier de Marco).

3. 2. 4 Les pinsons de Darwin

Le troisième exemple renvoie à une autre icône darwinienne, les pinsons de Darwin (*Geospiza*), logés sur une petite île des Galápagos, Daphne Major. Les conditions climatiques durant la période 1976-1977 causent une sécheresse qui limite sévèrement la reproduction des plantes, la population résidante de pinsons sur cette île (*Geospiza fortis*) épuise les ressources, des graines principalement, beaucoup d'individus meurent et la population décroît de presque 85 %. La consommation des graines n'est pas distribuée au hasard car tous les pinsons peuvent se nourrir de petites graines molles alors que seuls les pinsons avec des becs plus larges peuvent consommer des graines plus dures. Avec la sécheresse, il ne reste plus guère que des graines dures et seuls les oiseaux avec des becs épais survivent. Le résultat est une sélection vers ce type de becs. Lorsque les pluies reprennent en 1978, les pinsons qui ont survécu ont un bec nettement plus grand (en moyenne) que celui de la

population avant la sécheresse. La taille du bec est un trait hautement héritable et les générations d'oiseaux qui apparaissent après la sécheresse ont un bec plus grand que celui des générations nées avant la sécheresse. Dès lors, il est évident que des changements liés à l'écologie (le climat ici) peuvent mener à une évolution adaptative (Grant & Grant, 2008). Un autre changement, dramatique selon Grant & Grant, (2008) a lieu en 1983, l'année d'un événement **El Niño** exceptionnel, le plus sévère des 400 dernières années, sur la base de l'étude des coraux (Glynn, 1990). *Tribulus cistoides*, une plante cruciale pour la survie des pinsons à large bec durant la sécheresse de 1977, est étouffée par la croissance d'autres plantes donnant de petites graines. La pluie et la croissance des plantes rampantes durent plus de huit mois. El Niño change radicalement l'environnement de l'île, d'un cadre végétal dominé par des plantes à graines épaisses à un milieu dominé par des plantes à petites graines. Les pinsons à bec peu épais ont à nouveau un avantage sélectif et la direction de la sélection est inversée d'où le terme **sélection fluctuante (ou oscillante)**, qui a maintenant été suivie pendant plusieurs décades d'investigations.

Il est clair que ces trois exemples satisfont aux conditions requises pour que la sélection naturelle agisse et le résultat attendu de son action, un changement adaptatif du phénotype, est aussi constaté.

3. 3 « La fitness, visualiser la sélection, le paysage adaptatif »

3. 3. 1 Une définition de la fitness ?

La sélection naturelle est étroitement associée à la notion de fitness que l'on peut définir globalement comme une capacité à bien se reproduire et à survivre. En première lecture, ces deux aptitudes sont liées car une espèce qui produit beaucoup de descendants augmente aussi ses chances de survie alors qu'une espèce qui n'en produit aucun est vouée à l'extinction. Mais cette apparente simplicité s'estompe très vite lorsqu'il s'agit d'étudier l'intensité de la sélection dans la nature, il faut alors estimer la fitness des individus soumis à la sélection et ses variations, sujet qui soulève de nombreux débats (e. g. Benton & Grant, 2000 ; Roff, 2002 ; Brommer et al., 2004 ; Orr, 2009). Selon Hendry (2017), la fitness est essentiellement impossible à mesurer et même à définir, les chercheurs doivent trouver des substituts, souvent issus de l'histoire de vie des individus (e. g. la masse des gonades, la vitesse du développement, l'âge de la première reproduction). Certains résultats contre-intuitifs se présentent alors, comme le fait que la sélection, pour être viable, ne favorise généralement pas les grandes tailles, la croissance rapide ou même une très bonne condition physique (Carlson et al., 2004 ; DiBattista et al.,

2007). Comment expliquer ces discordances ? Il faut se rappeler que des composants différents de la fitness n'agissent pas forcément dans le même sens, en d'autres termes il existe des **trade-offs** (compromis), ainsi celui entre reproduction versus survie (Roff, 2002 : 129). Ils peuvent aussi intervenir à différents stades du cycle de vie de l'individu (Schluter et al., 1991 ; Rollinson & Rowe, 2015). Ainsi Hendry (2017) propose un substitut de la fitness incluant de nombreuses variables, le succès reproductif durant toute la durée de vie de l'individu, qui effectivement fait appel à un ensemble de composants de la reproduction et de la survie mais qui, en revanche, paraît singulièrement difficile à estimer.

La première étape dans l'analyse de la sélection sera d'examiner une éventuelle relation entre un trait et la fitness ou, par défaut, un substitut de la fitness. Une inspection visuelle ou statistique peut révéler une relation entre les deux variables. Mais la taille de l'organisme, un des paramètres choisis dans l'exemple présenté, en recouvre bien d'autres (e. g. le métabolisme, la dispersion, l'alimentation) et il reste à étudier le rapport de la fitness avec ces autres variables, ce qui peut fournir une preuve de l'action de la sélection. Si des composantes de la fitness varient en sens inverse et c'est souvent le cas, nous sommes en présence d'un trade-off. C'est justement l'existence de ces trade-offs qui rend la fitness, terme qui veut décrire une qualité globale, si difficile à définir.

3. 3. 2 Visualiser la sélection

L'analogie du **paysage adaptatif** a d'abord été formulée en référence à des fréquences génétiques (Wright, 1932 ; Dobzhansky, 1937) et non pour des traits de la fitness (donc des traits du phénotype) mais c'est très souvent dans ce dernier sens qu'elle sera utilisée dans la littérature. Suivant les conditions du milieu, la sélection naturelle affecte les phénotypes et favorise ceux qui ont une fitness supérieure. Ce mécanisme peut être visualisé par une surface (le paysage adaptatif) présentant des élévations exprimant la fitness de chaque phénotype. L'axe vertical du paysage exprime donc la valeur de la fitness alors que l'axe horizontal peut être compris comme la présentation de différentes combinaisons de phénotypes. Les difficultés surviennent lorsqu'il est question de définir la fitness et pour cela la notion de « fitness fonction » est souvent utilisée, elle décrit le succès évolutif des individus en fonction de leur phénotype (Pearson, 1903 ; Phillips & Arnold, 1989 ; Schluter, 1988). Mais cette fitness individuelle doit être contrastée avec la « fitness moyenne de la population » (Lande, 1976 ; 1979). La direction prise par la sélection naturelle peut être visualisée par une surface montrant la fitness moyenne de

la population (Schluter, 2000). Ainsi se révèle une difficulté importante dans la représentation donnée par le paysage adaptatif qui doit accommoder à la fois la fitness individuelle (matérialisée par les pics de fitness maximum) et la fitness moyenne de la population. Une interprétation du théorème de Fisher peut, en partie, résoudre ce problème (voir plus bas). Cet exposé ne donne qu'une faible idée de l'amplitude des débats autour du paysage adaptatif (voir une révision in Serrelli, 2015). Ses principes, son utilisation et sa pertinence ont tous été contestés mais, malgré ces contraintes, le paysage adaptatif reste une métaphore irremplaçable de l'action de la sélection naturelle. Ainsi, il existe bien une optimisation des phénotypes (l'adaptation), cependant elle prend des formes non seulement multiples (les pics sont nombreux) mais aussi transitoires, ce qui autorise de nombreuses possibilités d'évolution pour les populations et relativise la notion d'optimisation des organismes.

3. 3. 3 De modestes différences de fitness peuvent être significatives

Voici une forme simple de sélection mettant en jeu deux **allèles** alternatifs, **p** et **q** d'un même gène. La fréquence des deux allèles pour la génération 0 (N_0) est po et qo, respectivement. On admet ici que la fitness d'un gène correspond au nombre de descendants qu'il produit après une génération. La fitness de chaque allèle est désignée comme **Wp** et **Wq** et les changements dans la composition de la population dépendent seulement de **Wp** et **Wq**. À chaque génération, le nombre de chaque allèle change en proportion de sa fitness propre. Si le nombre de type **p** et **q** au temps **t** est représenté par **Np, t** et **Nq, t**, alors **Np, 1 = WpNp, 0** et **Nq, 1 = WqNq, 0** et ainsi de suite pour les autres générations. La proportion des deux allèles change en fonction de la fitness :

Np, 1/Nq, 1 = p, 1/q, 1 = Wp p, 0/Wq q, 0

Au cours des générations, le ratio change de :

pt/qt = (Wp/Wq) t p0/q0

Par exemple, si un allèle a deux fois la fitness d'un autre (e. g., **Wp = 2Wq**) et que la fréquence des allèles à l'origine est de : **p/q = 1/1000**, après une génération le rapport est passé à 2/1000 et après 10 générations il est de 2^{10}/1000 ou 1024/1000. En termes de fréquence, **p** est passé de 0,002 à 0,5 en 10 générations. L'allèle **p**, à l'origine très minoritaire dans la population atteint la même fréquence que l'allèle **q** rapidement. Il s'agit bien sûr d'une forme minimale de sélection avec une fitness qui ne varie pas durant l'épisode sélectif et qui n'implique aucune interaction génétique. Elle montre cependant que des changements significatifs peuvent intervenir rapidement.

3. 3. 4 Le théorème fondamental de la sélection naturelle selon Fisher

Ronald Fisher propose cette définition verbale de ce qu'il appelle le théorème fondamental de la sélection naturelle et il ajoute que ce théorème tient la position suprême dans les sciences biologiques. On n'est jamais mieux servi que par soi-même. *Le taux d'accroissement de la fitness moyenne d'un organisme à tout moment est égal au total de sa variance génétique en fitness divisée par sa moyenne à ce moment* (italiques selon Fisher, 1930). Exposé plutôt obscur, de mon point de vue, mais ce théorème a eu une importance jamais démentie dans le développement de la théorie de l'évolution. Dans la même veine, Williams (1992) écrit que le second terme du théorème est souvent ignoré (Charnov, 1989) et que, à sa connaissance, personne n'a envisagé sérieusement un modèle d'évolution prenant en compte le total de la variance génétique comme proposé par Fisher (voir commentaires in Charlesworth, 1980 et Orzack, 1985).

Peut-on proposer une interprétation ? Certains s'y sont risqués, voici deux versions assez différentes dans la forme mais qui montrent cependant une certaine concordance. Le théorème de Fisher peut s'énoncer ainsi : $\mathbf{\Delta \hat{W} = var_A\ (W)/\hat{W}}$**.** Ceci peut être lu de la sorte : la sélection augmente la fitness moyenne $\mathbf{\hat{W}}$ en proportion de l'ensemble de la variance génétique associée à la fitness $\mathbf{var_A\ (W)}$, divisée par sa moyenne $\mathbf{\hat{W}}$**.**

Dans leur interprétation de ce théorème, Barton et al. (2007) considèrent var_A (W) comme la variance en fitness qui peut être attribuée à chaque allèle : chacun a une fitness qui est simplement la fitness moyenne de tous les individus qui portent cet allèle. Le total de la variance génétique en fitness est juste la variance autour de cette moyenne, prise pour l'ensemble du génotype de la population. En résumé, Barton et al. avancent que le théorème identifie la quantité d'augmentation de la fitness moyenne qui est due aux changements de fréquence des allèles résultant de la sélection naturelle. Cette interprétation restreint sérieusement la portée de l'une des variables du théorème, la variance génétique en fitness qui, dans sa forme stricte, s'applique à l'ensemble du génotype d'une population et ne permet aucune sorte d'estimation de la valeur associée. La variable temps ne figure pas dans le théorème de Fisher (sauf à remarquer qu'il est valable pour un instant donné, ce qui suggère que les membres du théorème varient dans le temps). Dans ces conditions, il permet de prévoir qu'après un épisode de sélection, la fitness moyenne décroît et revient à son niveau d'origine, puisque l'action de la sélection naturelle a épuisé la variance en fitness des allèles sous son contrôle.

Taylor & Thomas (2014) insistent beaucoup plus nettement sur le caractère dynamique du théorème. Selon Fisher, l'évolution consiste dans des

changements génétiques, i. e. la fréquence relative des allèles qui est utilisée pour estimer l'avantage sélectif de ces allèles. Le terme « *taux d'accroissement de la fitness* » se réfère à un premier flux qui reflète la progression d'un avantage sélectif dans la population, dirigé par la sélection naturelle. Le second flux concerne « *la variance génétique en fitness* » qui, elle, diminue en même temps qu'un allèle favorable, soumis à la sélection naturelle se répand dans la population et devient majoritaire. Ceci a d'importantes répercussions sur la dynamique générale de la population, notamment lorsqu'elle est observée depuis le paysage adaptatif de Wright (1932). Dans le paysage « Wrightien », rappelons-le, l'axe vertical représente la fitness individuelle et l'axe horizontal représente les traits du phénotype. Une question se présente alors : comment estimer la fitness individuelle, celle qui dans la métaphore de Wright se présente sous la forme de pics sur lesquels les individus les plus aptes vont se jucher ? On entrevoit ici un retour de la circularité, les individus les plus aptes sont ceux qui se trouvent sur les hautes régions du paysage. Il faut donc un moyen d'estimer la fitness individuelle et la seule solution, en accord avec de nombreux auteurs (Grafen, 2002, 2008 ; Batty et al., 2014 ; Frank, 2012) est de considérer la fitness individuelle comme une valeur relative. Ainsi la fitness relative d'un individu est exprimée par rapport à la fitness moyenne de la population qui, au début de l'épisode de sélection, se trouve dans les parties basses du paysage adaptatif. La fitness relative des premiers individus possédant l'allèle sélectionné est donc maximale, ce qui se traduit par un pic adaptatif élevé. Que se passe-t-il lorsque l'allèle sélectionné se répand dans la population ? Il est clair qu'à ce moment la fitness moyenne de la population augmente mais dans le même temps la fitness relative des individus déjà sélectionnés diminue, jusqu'à un point où tous les individus (ou la grande majorité) expriment l'allèle sélectionné (la variance génétique en fitness à ce moment est très faible, voire égale à 0). La fitness relative des individus rejoint la fitness moyenne de la population, le pic de performance s'érode, le paysage s'abaisse et, pour suivre la métaphore de Taylor & Thomas, (2014), cette partie du paysage rejoint le niveau de la mer (voir aussi **sélection fluctuante**, Bell, 2010).

Un exemple concret permettra certainement de mieux cerner le problème. Revenons vers la phalène du bouleau. Après la pollution par la suie des charbonnages, les premiers papillons exprimant l'allèle carbonaria ont une fitness relative élevée par rapport à l'ensemble de la population montrant le morphe non mélanique « peppered ». En même temps que l'allèle carbonaria se répand dans la population et devient fréquent, la fitness moyenne de la population augmente et la fitness relative des papillons exprimant l'allèle carbonaria décroît. De plus, le fait de devenir fréquent dans la population les

désigne comme une proie accessible pour les oiseaux et plus il y a d'individus qui se positionnent près du pic, plus le pic s'enfonce dans le paysage adaptatif. En d'autres termes, après l'action de la sélection, la fitness du morphe carbonaria sur des troncs foncés n'est pas meilleure que celle du morphe peppered sur des troncs couverts de lichens. Plusieurs autres éléments peuvent intervenir dans l'érosion des pics d'adaptation, la prédation et l'éventuelle limitation des ressources (Dieckmann & Doebeli, 1999 ; Dieckmann et al., 2004 ; Rueffler et al., 2006 ; Haller & Hendry, 2014).

L'important est de comprendre que le paysage adaptatif est en perpétuel mouvement, ni les pics de performance ni les vallées qui les séparent ne sont fixés. Le résultat de la sélection a pour effet d'effacer ces reliefs, pendant que d'autres sont créés ailleurs, en fonction des variations génétiques et des changements du milieu. S'il y a bien une tendance à l'optimisation dans l'action de la sélection naturelle, cela ne veut pas dire qu'un caractère chez un organisme soit parvenu à un niveau optimal et encore moins qu'un organisme lui-même ait atteint ce genre de niveau. En pratique, la sélection ne peut pas améliorer la performance d'un organisme dans une dimension sans dégrader sa performance dans une autre dimension. Nous reprendrons une des conclusions de Taylor & Thomas (2014) qui considèrent la diversification des espèces comme la recherche de différents trade-offs permettant de s'adapter à toute la variété de conditions rencontrées dans le milieu terrestre.

3. 4 « Sélection et évolution »

3. 4. 1 Différents types de sélection

Sélection directionnelle et sélection stabilisatrice : dans un environnement stable, une population doit posséder un phénotype relativement bien adapté à cet environnement. Dit autrement, la distribution des caractères dans cette population doit être adaptée à son milieu où elle est alors assurée de survivre et de se reproduire (sa fitness est suffisante). Un changement dans l'environnement peut affecter cette fitness. En termes de paysage adaptatif, on parle alors de déplacement du « pic de fitness ». Ce changement impose un épisode de sélection dans la population qui, idéalement déplace le phénotype de la population vers un état où il montre une meilleure adaptation aux nouvelles conditions de l'environnement : c'est la **sélection positive (ou directionnelle)** en opposition à la **sélection stabilisatrice** qui maintient les caractères du phénotype dans leur état présent. Les expériences de Richard Lenski, notamment celle où un nouveau variant pouvant synthétiser le citrate apparaît, offrent un bon exemple de sélection directionnelle. Mais des observations continues, durant une période suffisamment longue, montrent

que le sens de la sélection peut s'inverser et ainsi revenir aux conditions d'origine, comme chez les pinsons de Darwin qui offrent un bel exemple de sélection oscillante.

Sélection disruptive et spéciation adaptative. **La sélection disruptive** intervient lorsqu'une population se scinde en plusieurs populations adaptées à des conditions différentes. Au sein d'une même espèce, il s'agit souvent de la condition habituelle, autorisée par la diversité des conditions du milieu, même à faible échelle. Les deux exemples exposés plus haut (la phalène du bouleau et *Geospiza fortis*) illustrent parfaitement cette situation. La sélection disruptive est souvent considérée comme une première étape vers la spéciation : une population donne naissance à plusieurs populations possédant des adaptations différentes, elles sont quelquefois séparées géographiquement, au final, elles peuvent se diviser en plusieurs espèces. Il est alors question d'adaptations divergentes qui, éventuellement, mèneront à une spéciation écologique. Il est établi que la succession d'adaptations divergentes peut réduire les échanges génétiques entre les populations mais ceci n'est qu'une première étape. Si les caractères sélectionnés ont aussi une influence sur l'isolement reproductif des populations, la spéciation écologique devient beaucoup plus probable. À nouveau, écoutons les pinsons de Darwin : la divergence de taille des becs entre les populations produit un changement dans la tonalité de l'appel des mâles au moment de la reproduction (Podos, 2001 ; Herrel et al., 2009). Ces appels différents élèvent des barrières entre les individus qui se reproduisent (Grant, 1999). Les populations de *G. fortis* à petits becs chantent autrement, répondent plus volontiers aux appels d'individus à petits becs et les individus à petits becs ou à grands becs s'accouplent majoritairement entre eux (assortiment reproductif positif associé à la forme des becs, Podos, 2010 ; Huber et al., 2007). L'isolement adaptatif se double d'un isolement reproductif dirigé par les mêmes caractères, conditions idéales pour une spéciation adaptative. Mais la fréquence de cette spéciation et son importance relative dans la diversification des espèces restent très discutées (voir chapitre spéciation). Le rôle de la sélection dans le développement de la biodiversité et l'apparition des innovations a longtemps été occulté. Par exemple, Endler (1986) écrit que la sélection naturelle n'explique pas l'apparition de nouveaux variants (e. g. mutation) mais explique leur variation de fréquence, ce qui est confirmé. Il affirme que l'apparition de nouvelles espèces échappe aussi au domaine de la sélection naturelle qui provoque uniquement le déplacement des espèces dans l'espace adaptatif. Cela revient à nier la possibilité de la spéciation adaptative. D'autres considérations peuvent minorer le rôle de la sélection naturelle : dans la plupart des populations l'influence de la sélection est faible, la sélection

oscillante (ou stabilisatrice) prédomine.

3. 4. 2 Coût de la sélection, le paradoxe de Haldane

Défini simplement, le coût de la sélection se rapporte au nombre d'individus qui meurent au cours d'un épisode de sélection (i. e. substitution d'un gène ou d'un allèle). Plus la sélection est intense, plus le nombre de morts « sélectives » augmente (ou l'infertilité) et il apparaît clairement qu'une population ou une espèce ne peut pas tolérer une trop grande mortalité, sous peine de disparaître. Le coût de la sélection a été défini par Haldane (1957) avec l'exemple de la phalène du bouleau. Durant l'épisode sélectif, la population de phalènes ne devient pas immédiatement mélanique (forme carbonaria) et au cours des générations beaucoup de formes non mélaniques (peppered) sont la proie des oiseaux. La population totale des phalènes se réduit car au début de l'épisode sélectif les papillons « peppered » dominent dans la population. Le résultat provisoire est une réduction de la fitness moyenne de la population, ce qui représente un véritable coût (*Haldane's dilemma*).

Haldane calcule que le nombre total de morts « sélectives » nécessaires pour qu'un allèle passe d'une fréquence **p** à la **fixation** dans la population est de **2 loge (1/p)**. Curieusement, ce coût est indépendant de la force de la sélection naturelle. La raison est que l'allèle (ou les allèles) soumis à une forte sélection provoque une forte mortalité pour chaque génération mais il est fixé rapidement. Au contraire, pour un allèle soumis à une sélection modérée, la mortalité est faible mais s'étend sur de nombreuses générations avant que l'allèle soit fixé. Si plusieurs allèles sont fixés au même moment, le coût de la sélection est additif. Les résultats de plusieurs modèles qui partent d'un allèle initialement rare, permettent d'estimer le coût **(C)** de la sélection pour une population : il se trouve généralement entre les bornes : **C : 10 à 40**. Ce nombre est le total des morts sélectives pour chaque individu dans la population. Par exemple, si la population de départ compte un million d'individus, un coût de **C = 20** implique que 20 millions d'individus meurent ou ne se reproduisent pas durant l'épisode sélectif (Barton et al, 2007). Au regard de ce coût, Haldane pense qu'il y a une limite à l'action de la sélection naturelle, le nombre d'améliorations qu'elle peut accomplir est sévèrement bridé (Williams, 1992), la perte de fécondité de la population et la diminution de ses effectifs peuvent aussi l'amener au bord de l'extinction selon Nunney, 2003. Plusieurs échappatoires à ce problème ont été proposées, notamment par Wallace (1970, 1987) mais Williams (1992) les qualifie de cosmétiques et il pense que le dilemme de Haldane constitue toujours une réelle difficulté

pour les thèses darwiniennes. Pourtant, il est clair que la sélection naturelle peut produire des adaptations extraordinairement sophistiquées, telles que l'œil des céphalopodes et celui des oiseaux ou les reptiles volants du Secondaire comme le *Quetzalcoatlus* d'Amérique du Nord, mesurant près de 9 mètres d'envergure, incapable de voler d'après les calculs des mathématiciens mais qui, en toute certitude, survolait les paysages de l'ancienne Amérique durant le Crétacé (Prentice et al., 2011 ; Chan, 2017).

Comment échapper au paradoxe de Haldane ? L'affaiblissement des capacités reproductrices et la contraction des effectifs d'une population soumise à la sélection sont pourtant de véritables problèmes. Par exemple, les individus « peppered » de la phalène du bouleau sont très exposés à la prédation au début de l'épisode de sélection (correspondant aux premiers temps de la pollution) alors que les individus carbonaria restent très minoritaires. Tout est en place pour que les effectifs de la population s'effondrent, le risque d'extinction étant alors réel pour cette population. Historiquement, aucun événement de cette sorte n'a été signalé, ni aucune contraction de l'aire de répartition de la phalène du bouleau. La préservation des populations de phalènes dans les régions industrielles, en dépit d'un coût de la sélection certainement conséquent, peut s'expliquer par « l'effet de secours » ou « *rescue effect* » initialement proposé par Brown & Kodric-Brown (1977) : les populations à effectifs faibles peuvent durablement échapper à l'extinction à condition que de nouveaux individus venus de populations plus ou moins voisines restaurent en tout ou en partie les effectifs manquants (e. g. Eriksson et al., 2014). Dans l'Angleterre du XIXe siècle, les zones industrielles polluées et les zones rurales se chevauchent ou se côtoient, des phalènes « peppered » peuvent donc repeupler les milieux pollués et ce flux continu prévient l'extinction des populations soumises au coût de la sélection. Cet effet peut être décisif dans les premiers stades du remplacement, lorsque les effectifs du morphe « carbonaria » sont faibles et que ceux du morphe « peppered » sont en net déclin dans les zones polluées. Ceci pointe les limites de la pensée populationniste et de son corollaire, la fitness qui ignorent les échanges entre populations, manifestation maintenant bien connue dans le cadre de la théorie des **métapopulations** (voir chapitre 9) ou du phénomène source-puits (Hanski, 1999). L'effectif des migrants peut diminuer rapidement car il sera, à son tour, soumis à la sélection mais cela n'empêche pas l'effet de secours d'agir et d'avoir un impact positif sur la survie de la population (Weese et al., 2011). L'environnement recouvre un ensemble de conditions éminemment variables dans le temps et dans l'espace, même à petite échelle, des échanges entre populations soumises à des pressions différentes interviennent à tout instant et peuvent maintenir

l'existence de populations qui, isolées, seraient en grand danger d'extinction. Selon Thompson (2005), l'environnement est fait d'une mosaïque de paysages, présentant des conditions physiques (e. g. productivité) ou biologiques (e. g. présence de prédateurs) variables, ce qui contribue à l'évolution et au maintien de la diversité génétique et morphologique. Dans le même sens, Nunney (2003) écrit que le coût de la sélection naturelle peut amener des populations vers l'extinction dans un environnement soumis à des changements rapides. Les populations doivent être reliées pour s'adapter aux changements du milieu alors qu'une population isolée ne le pourra pas. D'autres vecteurs entretiennent aussi la pérennité des populations : la rareté d'une espèce est bien connue pour détourner les prédateurs de sa recherche, ils s'intéressent alors à d'autres proies plus abondantes. Au passage, cette disposition est un puissant frein au démarrage de cascades d'adaptations entre les proies et leurs prédateurs (*arm race* selon Vermeij, 1987). L'interaction entre les gènes peut aussi diminuer sensiblement le coût de la sélection, par exemple lorsque la sélection s'exerce sur des caractères impliqués dans des « trade-offs » adaptatifs, l'ensemble de ces phénomènes menant à une égalisation des conditions de vie sur le long terme.

Les considérations ci-dessus attirent à nouveau l'attention sur les pinsons de l'île Daphne Major. L'épisode sélectif correspondant à la sécheresse de 1976 est bref, la population perd rapidement 85 % de ses effectifs. Il y a là une vraie menace pour la survie de la population, d'autant plus que « l'effet de secours » ne peut guère jouer sur l'île Daphne Major. Selon Grant & Grant (2008) l'immigration de *G. fortis* sur Daphne Major depuis les îles voisines est de l'ordre d'un individu par génération. Pourtant la population ne disparaît pas et la suite montre qu'elle est non seulement capable de s'adapter aux nouvelles conditions mais aussi à d'autres vagues de sélection. Sur une longue période, il s'agit d'une sélection oscillante mais le terme sélection disruptive paraît plus juste dans ce cas : deux pics de fitness sont séparés par une vallée et ce type de sélection est considéré comme une première étape vers la spéciation écologique (voir ci-dessus). Il y a bien une tendance à choisir des partenaires possédant la même morphologie du bec durant l'accouplement de *G. fortis* mais elle n'est pas exclusive comme le montre la variance autour de la courbe de régression. Ici, la sélection disruptive ne semble pas progresser vers la spéciation, elle permet un équilibre entre des allèles et maintient le polymorphisme génétique qui garantit que certains traits associés aux variations du milieu puissent évoluer rapidement (Thompson, 2005). Plus généralement, à l'intérieur d'une population, les individus diffèrent par la composition génétique, l'âge moyen, la taille et les interactions avec d'autres espèces (Travis, 1996 ; Thompson, 1999 ; Harley, 2003), quelquefois sur des

distances de quelques dizaines de mètres seulement (Palumbi, 1985).

3. 4. 3 Expressions et niveaux de sélection

L'individu et la sélection. Le plus souvent, la sélection naturelle est rapportée à des choix faits au niveau des gènes (Dobzhansky, 1937). Un des principes fondateurs de la génétique des populations énonce que la sélection agit directement et uniquement sur les taux de réplication des gènes. Mais ces taux dépendent de l'effet qu'ils ont sur la reproduction et la survie de l'individu qui porte les gènes, autrement dit de la capacité de l'organisme à se reproduire. Le gène n'est pas un système isolé, son succès ou son échec dépendent de son intégration dans l'ensemble du **génome**, des interactions et des synergies qui s'y développent. Le génome lui-même ne peut pas se répliquer en tant qu'entité isolée, sa transmission est liée au système qu'il encode, le phénotype et qui interagit avec lui. L'interdépendance physiologique et mécanique des deux systèmes, le génome et le phénotype, définit l'individu qui, en tant que tel, est confronté au milieu extérieur. Les variations de l'environnement sont enregistrées par ce système intégré et, in fine, déterminent les choix faits par la sélection au niveau des gènes.

A minima, la fréquence d'un gène (ou d'un allèle) augmente dans la population et celle d'un autre diminue. L'expression phénotypique de ces variations génétiques permet l'adaptation aux conditions nouvelles de l'environnement. Si cela n'est pas le cas (coût de la sélection), la population ou même l'espèce s'éteint. Ceci ressemble à une définition de la sélection naturelle mais trop de niveaux et trop d'interactions sont inclus pour pouvoir tenir cette fonction.

Progrès et complexité. Bell (1997 : 10) propose une autre vision de la sélection, beaucoup plus radicale et parfaitement adaptée à la génétique des populations : « la réponse directe de la sélection est toujours une croissance du taux de reproduction dans des circonstances données. » Cette sentence suggère nettement que les formes nouvelles se reproduisent plus efficacement et qu'elles déplacent les formes anciennes. Une vision très similaire est exprimée par Van Valen (1989) dans sa conception de la fitness comme une maximisation de l'énergie dépensée par les organismes. Une image de l'évolution s'impose alors, figurant des êtres vivants de plus en plus perfectionnés, mieux capables de se reproduire et de se protéger, cela aux dépens des formes anciennes plus simples, forcément archaïques et dépassées. L'achèvement de certaines adaptations, très souvent décrites dans les traités sur l'évolution, comme le perfectionnement graduel de la vision depuis les algues vertes unicellulaires (e. g. *Chlamydomonas*) jusqu'à l'œil des

céphalopodes ou des vertébrés entérine cette idée, au demeurant très darwinienne, de progrès évolutif. L'argument original de Darwin est que les changements évolutifs se produisent en réponse à la compétition avec d'autres organismes et donc qu'ils supposent une amélioration des structures ou des comportements.

Qu'en est-il vraiment ? Les formes simples et anciennes ont-elles disparu ? La réponse, évidente, est non, les bactéries, virus, méduses et autres éponges sont toujours avec nous et ont même tendance à prospérer par ces temps troublés. Bell (1997) confirme plus loin son interprétation progressiste de la sélection qui favorise les avancées des organismes, tout en admettant que des contraintes (ou trade-offs) pèsent sur ce progrès et que la perfection ne peut être atteinte. Il est d'ailleurs significatif qu'il fasse suivre sa sentence sur la sélection et l'amélioration de la reproduction par toute une série d'exemples qui montrent que dans la réponse à la sélection les progrès et les reculs sont associés. La suite du livre confirme cette idée, avec notamment la notion de « coût de la reproduction » développée initialement par Lack (1966) et qui stipule que la sélection vers une augmentation de la reproduction dans les premiers stades de la vie a pour effet de diminuer la fécondité et la survie ultérieure.

À quelques exceptions près (e. g. Conway Morris, 2003), la notion de progrès évolutif a maintenant été largement abandonnée, en particulier sous l'influence de Gould (1988a, 1996) voir aussi Provine (1988), résumée dans la formule « *from it, not above it* ». Elle est maintenant supplantée par celle de complexité. Un coup d'œil sur les premiers stades de la vie nous persuade très vite de la réalité de cette tendance. Il y a un milliard d'années ou plus on ne rencontrait que des organismes unicellulaires ou, au mieux, des groupes de cellules indifférenciées. Aujourd'hui, regardons autour de nous et voyons la formidable diversité des créatures vivantes, certaines de taille imposante avec les arbres des forêts, d'autres très mobiles, montrant une multitude d'adaptations sophistiquées ou encore improbables, sans parler des comportements intelligents. Certains affirmeront que l'augmentation de la complexité est une forme de progrès (Shanahan, 2000). Un progrès est un changement associé à une trajectoire à travers laquelle au moins une partie des formes nouvelles doivent être supérieures aux formes anciennes et nous avons vu que ce n'était pas le cas, au moins si l'on juge ce progrès dans l'optique de la sélection naturelle et c'est ce que tout partisan de l'évolution est sommé de faire, i. e., le jugement doit s'appuyer sur les composantes de la fitness, la survie de l'individu et de la population et la capacité à se reproduire, rappelons-le.

Quoi qu'il en soit, la sélection naturelle garde toujours une connotation

positive, puisqu'elle seule peut adapter les organismes au milieu toujours changeant. Mais le coût de la sélection peut être important et déprimer sévèrement les effectifs d'une population, comme chez le *Geospiza fortis* des Galápagos, ce qui la menace directement d'extinction. Des forces de rappel existent, tel l'effet de secours évoqué plus haut. Cependant, elles ne sont pas toujours suffisantes. Par exemple, dans des situations de graves perturbations de l'environnement, comme celles que nous connaissons aujourd'hui et qui affectent à la fois les ressources, l'équilibre thermique, la répartition et bien d'autres paramètres de la vie des organismes. Dans ce cas, les pertes démographiques sévères associées à des épisodes sélectifs multiformes ne peuvent être compensées assez vite pour bien des espèces. La vague d'extinction actuelle en témoigne assez. Il existe d'autres situations dans lesquelles les capacités d'adaptation manifestées par la sélection ne sont pas suffisantes pour compenser son coût, je pense à l'isolement d'un territoire, des îles détachées d'un continent par exemple ou des sommets montagneux isolés par des changements climatiques. Ces événements se traduisent le plus souvent par l'extinction d'une partie des espèces isolées car, ici, l'effet de secours ne peut plus intervenir. L'action de la sélection est donc variée et souvent transitoire, sa manifestation la plus emblématique est l'organisation d'adaptations complexes, elle contribue aussi certainement à l'apparition d'espèces nouvelles mais il ne faut pas oublier son rôle courant, l'adaptation que l'on pourrait presque qualifier de routinière aux conditions toujours renouvelées de l'environnement. Ces effets positifs ne doivent pas occulter le coût de la sélection qui n'est pas un problème pour la sélection comme l'écrit Williams (1992) mais une réalité qui peut se traduire par des extinctions. Citons ici les mots de Mayr (1997 : 2093) « Plus je réalisais que la sélection naturelle est un processus d'élimination, plus je réalisais que les individus étaient la véritable cible de la sélection. »

Niveaux de sélection. Les niveaux de sélection ont déjà été discutés dans la section paléobiologie (2. 5. 1). Dans une optique dite réductrice, celle de la microévolution, il est vrai que la sélection agit en premier lieu sur les gènes d'où la posture tout-génétique de certains évolutionnistes, en premier lieu les généticiens des populations. Leur position est relativement simple, il s'agit d'examiner la répartition des gènes et ses changements dans divers contextes génétiques et sous l'influence de variations de la fitness qui peuvent conduire à des avantages plus ou moins marqués pour certains allèles. Ainsi, on admet que la fitness d'un allèle p est le double de celle d'un allèle q (voir exemple ci-dessus) et les conséquences attendues de cette répartition sont examinées. Cette conception des causes de l'évolution, intégrée dans la théorie synthétique (i. e. la fréquence des gènes et leurs variations), souffre de

plusieurs insuffisances. La première, et selon moi la plus importante, tient à ce qui est compris comme la fitness, très difficile, voire impossible à définir, dont les composants interviennent selon des trade-offs qui peuvent effacer leurs actions respectives, comme exprimé dans le théorème de Fisher. La théorie synthétique néglige aussi les causes des changements morphologiques, physiologiques ou du comportement (Amundson, 2005). La génétique des populations raisonne à partir de coefficients qui restent muets en regard de leurs causes écologiques ou historiques, les traits affectés par les mutations ne sont pas spécifiés (Futuyma, 2015).

La sélection ne peut pas agir sans les composants du phénotype, comme exprimé plus haut par Lewontin (1970). Si les causes de l'évolution sont liées à des changements dans la fréquence des gènes, ces causes sont à rechercher dans les facteurs qui sélectionnent certains de ces changements, ceux de l'environnement et la réponse des organismes, i. e. l'écologie dans son sens général. L'ensemble phénotype-génotype, l'individu, est confronté à l'environnement, lui-même moteur de la fitness ainsi que le montrent pratiquement tous les exemples connus d'intervention de la sélection naturelle. Nous adoptons ici les conceptions de Mayr (1997) qui, à la suite de Darwin et bien d'autres (Keller & Lloyd, 1992) considère l'individu comme l'objet privilégié de la sélection. Qu'en est-il de la sélection au niveau des populations et de l'espèce et nous n'irons pas plus loin dans la classification ? Il est clair qu'un épisode de sélection peut s'adresser à une population ou à une espèce et pas à d'autres mais ce sont toujours les individus dans ces groupes qui sont l'objet de la sélection. Une population de phalène du bouleau peut être qualifiée de « carbonaria » mais ce sont les papillons qui portent ce caractère et qui sont mangés par des oiseaux. La question mérite d'être reformulée : Y a-t-il des caractères qui ne s'expriment qu'au niveau de la population ou de l'espèce ? Des auteurs comme Maynard Smith (1984 b) ; Sober (1984) ; Vrba (1984, 1989) ; Williams (1992 : 26) soutiennent que la sélection concernant les populations et les espèces doit résulter de propriétés émergentes à ces niveaux, elles ne se manifestent pas chez l'individu seul.

D'emblée, j'assumerai que ces caractères émergents sont rares, car, par définition, les caractères du génotype et du phénotype sont exclus. Que reste-t-il ? Deux caractères liés à la fitness (la survie des populations et des espèces) mais rarement pris en compte dans sa formulation semblent importants : la répartition géographique des espèces et leur abondance (e. g. Raup, 1991 ; Jablonski & Roy, 2003 ; Pie & Caron, 2022). Un groupe ou une population, à l'intérieur d'une espèce, peut aussi avoir des attributs propres et même former une société stable et organisée. À partir de cette constatation, il est logique de penser que certains caractères peuvent évoluer grâce à la sélection d'un

groupe d'individus (kin sélection ou sélection de groupe). Cette sorte de sélection à une longue tradition de recherche en biologie de l'évolution. Le livre de V.C. Wynne-Edwards (1962), *Animal dispersion in relation to social behaviour* inscrit une étape importante dans ces recherches en même temps qu'il cristallise de sévères oppositions. Très brièvement, Wynne-Edwards avance que, dans une société où chaque individu cherche à se procurer le maximum de ressources possibles, celles-ci vont s'épuiser rapidement et la population en souffre. D'un autre côté, si les individus règlent leur consommation et sont capables de la restreindre, les chances de survie du groupe sont améliorées et une société frugale peut éventuellement remplacer une société moins économe en énergie (voir aussi la tragédie des biens communs selon Hardin, 9. 2. 2). D'après Maynard Smith (1964) et Williams (1966) ces arguments ne sont pas recevables. Si des sociétés frugales comme celles évoquées ci-dessus existent, elles seraient envahies rapidement par des individus moins économes, se reproduisant plus vite et qui remplaceraient les individus frugaux. La sélection individuelle s'oppose à la sélection de groupe. Ceci fait partie des arguments de Williams (1966) contre la sélection de groupe et leur impact est tel que ce mode de sélection se trouve, depuis, nettement discrédité.

Cependant, il est indéniable que les sociétés animales possèdent des caractères distincts. Pour revenir au cas exposé par Wynne-Edwards (certainement de manière trop succincte), une hypothèse pourrait être envisagée : les individus économes et leur société pourraient-ils être capables de repérer et d'exclure les individus non coopératifs ? Tournons-nous vers le fabuliste, La Fontaine nous le rappelle : *la fourmi n'est pas prêteuse, c'est là son moindre défaut*.

3. 4. 4 Les Guppys de Trinidad : sélection et spéciation

Je terminerai ce chapitre avec un autre exemple, les guppys de Trinidad qui permettent d'étudier l'intervention de la sélection naturelle sur deux populations de poissons différentiées mais qui, dans la perspective d'une spéciation écologique, ne montrent aucun signe d'isolement reproducteur.

Des observations et des expériences de long terme, menées sur des populations de guppys (un petit poisson d'eau douce) des cours d'eau de Trinidad, offrent des résultats comparables à ceux exposés ci-dessus pour les pinsons de Darwin, ceci dans un contexte très différent. La distribution naturelle du guppy (*Poecilia*) comprend notamment le Venezuela, le Guyana, une île proche du Venezuela, Trinidad et le Surinam. *Poecilia reticulata* peuple les cours d'eau de Trinidad, surtout les bassins d'eaux calmes répartis

le long des rivières. Les bassins les plus en aval abritent aussi un riche assemblage de prédateurs de toutes sortes (plus d'une quinzaine de poissons, le plus connu étant un « brochet » local, *Crenicichla alta*, des oiseaux, des invertébrés, dont une crevette du genre *Macrobrachium* et une chauve-souris piscivore). Les bassins en amont sont souvent séparés des premiers par des accidents du relief, comme des chutes d'eau qui préviennent beaucoup de prédateurs aquatiques de les atteindre, alors que les guppys peuvent, à l'occasion, franchir ces obstacles. En d'autres termes, les bassins aval sont soumis à une forte prédation alors qu'elle est beaucoup plus faible dans les bassins amont. Les guppys habituellement soumis à la prédation possèdent de nombreux traits, comme des manœuvres d'échappement leur permettant d'éviter les prédateurs. Dans les bassins amont, les prédateurs sont plus rares et les guppys ne montrent pas ces traits d'évitement. Des expériences de transplantation de guppys d'un bassin à basse prédation vers un bassin à haute prédation ont donné des résultats remarquables, l'évolution des traits de ces populations a été suivie durant plusieurs années : les populations venant de milieu à basse prédation développent des traits leur permettant d'éviter les prédateurs dans leur nouveau milieu. Les changements interviennent sur une durée de 20-30 générations et les résultats obtenus avec les populations naturelles ou transplantées sont cohérents (e. g. Magurran et al., 1995 ; Magurran, 2005 ; Reznick et al., 2001 ; O'Steen et al., 2002). Les expériences complémentaires, i. e. transplantation d'un milieu à haute prédation vers un milieu plus bénin montrent une évolution inverse, la perte des caractères permettant l'évitement des prédateurs. Ces expériences apportent la preuve du rôle de la sélection naturelle car les caractères sélectionnés ou non ont un impact majeur sur la survie des guppys dans les bassins riches en prédateurs. D'autres caractères sont aussi sélectionnés, ceux relevant de l'histoire de vie (e. g. âge à maturité, investissement dans la reproduction, mortalité juvénile) et aussi de la sélection sexuelle. La sélection de ces caractères est très rapide, beaucoup plus rapide que les taux d'évolution enregistrés chez les fossiles. La sélection des caractères anti-prédateurs est souvent qualifiée de sélection directionnelle mais tout montre qu'elle est réversible et deux pics de fitness correspondent à des populations qui échangent toujours fréquemment leurs gènes (Magurran, 2005 ; Blondel, 2019). Je propose donc d'employer plutôt le terme de sélection disruptive avec deux pics de fitness, non pas étalés dans le temps comme chez les pinsons de Darwin mais étalés dans l'espace géographique, les bassins jalonnant les cours d'eau ici. Une différence majeure existe pourtant entre les deux exemples (pinsons et guppys) : il n'y a pas, chez les guppys, de tendance vers un isolement reproducteur, comme l'assortiment préférentiel chez *Geospiza*. Au contraire, lorsque des

populations de guppys « haute prédation » et « basse prédation » sont mises en présence (naturellement ou expérimentalement), les femelles ne montrent aucune tendance à s'accoupler préférentiellement avec des mâles portant les mêmes caractéristiques que les leurs mais plutôt avec des mâles différents (Dargent et al., 2019). Ainsi toute marche vers l'isolement reproducteur et la spéciation est rendue impossible. Y a-t-il une explication à ces observations, pourquoi un comportement aussi différent dans ces deux exemples ? La spéciation pourrait-elle être une menace pour la survie des guppys ? Ces problèmes seront repris dans la section spéciation.

3. 5 « Conclusion »

Lorsque l'évolution est évoquée, on pense le plus souvent aux changements majeurs de la biosphère : par exemple les innovations morphologiques permettant des radiations adaptatives ; l'apparition de presque tous les **phylums** (la division la plus haute dans la hiérarchie du règne animal) durant une courte période géologique, l'explosion cambrienne ; les événements qui ont changé radicalement la biodiversité au cours des temps géologiques (extinctions massives) ; la tendance à la complexification des organismes au cours des temps géologiques. Plus aucune personne sensée ne doute de l'action de la sélection naturelle dans l'apparition et le maintien des adaptations (voir section 4). Les choses ne sont pas aussi nettes pour l'explosion cambrienne ou la complexification du vivant. Elles ne le sont pas en premier lieu parce que ces événements relèvent de la paléontologie, les conditions dans lesquelles ils interviennent ne sont pas toutes connues, c'est le moins que l'on puisse dire et il restera toujours beaucoup d'incertitudes. Une explication possible pour la diversification des formes complexes serait qu'elles portent certains avantages par rapport à des êtres plus simples, ce qui fait intervenir la sélection naturelle dans son acception purement darwinienne. D'autres interprétations ont été proposées, neutres pour ce qui est de la sélection, comme l'apparition au hasard (*random walk*) de formes de plus en plus complexes qui se développent simplement parce qu'il existe un espace de possibilités encore disponible. Cet espace pourrait d'ailleurs avoir un nom : l'énergie et l'augmentation de l'entropie. De nouvelles perspectives s'ouvrent pour la compréhension de l'évolution par la sélection naturelle, que Pennell & O'Connor (2017) définissent comme un transfert de l'information de l'environnement vers le code génétique de l'organisme qui s'adapte à lui. L'intérêt renouvelé pour l'Eco-Evo (e. g. Hendry, 2017) se manifeste aussi pour les flux d'énergie dans l'écosystème et la manière dont ils sont reliés aux changements de fréquence des allèles, avec la redécouverte de l'article

fondateur de Felsenstein (1978). Ainsi, Ulanowicz et al., (2009) vont jusqu'à proposer une interprétation unifiée des changements évolutifs à travers les propriétés générales du vivant compris en termes de masse, d'énergie et de circulation de l'information.

Mais, si l'on excepte les extinctions, il est clair que, aussi importants soient-ils, les changements évolutifs interviennent via un seul vecteur, l'apparition de nouvelles espèces, principe que l'on peut affirmer de par l'existence d'un ancêtre commun. D'où l'inévitable question, quel rôle joue la sélection naturelle dans la spéciation ? (voir chapitre spéciation).

Cependant, les exemples discutés ci-dessus, qui sont certainement parmi les plus connus en biologie de l'évolution, démontrent que la sélection agit de façon pratiquement continue, elle peut être très rapide et permettre l'adaptation des espèces aux variations du milieu qui elles aussi sont continues. Très généralement, il n'en résulte pas de changements notables, aucune nouvelle espèce n'est créée, aucune ne disparaît. Il s'agit d'adaptations locales, et la dynamique des métapopulations intervient souvent pour maintenir l'équilibre des populations qui, après l'épisode de sélection ne sont ni mieux ni plus mal adaptées qu'elles ne l'étaient à l'origine. D'après Thompson (2005) et Hendry (2017) la sélection est surtout un processus lié à l'écologie. Elle ne donne pas lieu à des changements notables sur le long terme. « *Il faut que tout change pour que rien ne change* » écrit le Prince Tomasi di Lampedusa (2007) depuis ses palais Siciliens.

Adaptations

Assis dans votre canapé, le chat vous rejoint pour une sieste bien méritée et, tandis qu'il s'étire et sort ses griffes vous pouvez observer les nombreuses adaptations dont la nature a doté ce chasseur nocturne. Chacun connaît les vibrisses sur le nez du chat qui lui procurent de nombreuses informations spatiales sur le milieu proche en l'absence de lumière. D'autres vibrisses sont disposées au-dessus des yeux et sur les joues. Ce n'est pas tout puisque des poils plus longs que ceux du reste de la fourrure dépassent du pelage et sont placés à des endroits stratégiques tels que les épaules et les coudes. Dans la nuit, le chat, grâce à eux, peut « sentir » l'espace autour de lui et s'y diriger aussi sûrement qu'il le ferait dans la lumière. Ces dispositifs évoquent, par exemple, la ligne latérale des poissons qui leur permet de saisir les mouvements de l'eau autour d'eux et d'y repérer, à l'occasion, la présence d'un prédateur. Des ajustements aussi précis ne peuvent être obtenus que par l'action de la sélection naturelle, i. e. le choix de variations phénotypiques héritables selon leurs contributions à la survie et à la reproduction des organismes (fitness), en d'autres termes ces traits sont des adaptations.

Un des thèmes fondamentaux de la théorie darwinienne tient dans la conviction, parfaitement documentée, que la sélection naturelle est la seule explication possible à l'adaptation des espèces. Le fait que les êtres vivants soient adaptés à la vie sur terre est tellement évident qu'il a été reconnu bien avant que Darwin ne développe ses idées (e. g. Cuvier, 1798 ; Geoffroy St. Hilaire, 1830 ; voir un historique du concept d'adaptation in Ron Amundson, 1996). Il devient évident que l'adaptation ne peut être détachée de l'action de la sélection naturelle et séparer ce chapitre de celui consacré à la sélection peut sembler arbitraire. Outre que cette séparation apparaît dans certains traités sur l'évolution, la notion d'adaptation est centrée sur le phénotype et l'évolution des caractères qui peuvent être homologues ou non (i. e. **homologies** : caractères issus d'une évolution commune à partir d'un ancêtre commun, Wagner, 2014). Il s'agit donc d'un domaine particulier, ayant ses propres interrogations et méthodes avec toujours en arrière-plan l'action de la

sélection naturelle et son support génétique.

4. 1 « Les structures complexes peuvent résulter de l'accumulation de faibles variations »

L'évolution procède généralement par des changements de faible ampleur, en réponse aux variations de fréquence de quelques allèles. D'où des interrogations récurrentes sur l'action de la sélection naturelle, souvent associées à des remises en cause de la théorie de l'évolution et qui s'articulent autour d'une question : comment des mécanismes de portée limitée peuvent-ils engendrer des structures aussi complexes que l'écholocation des chauves-souris ou la vision des vertébrés ?

La structure de l'hémoglobine, la protéine qui se lie à l'oxygène dans le sang a souvent servi d'exemple. L'hémoglobine forme une chaîne de 140 acides aminés et elle ne remplit correctement son rôle de transport de l'oxygène que lorsque chaque acide aminé est à une place précise dans la chaîne. Quelle est la probabilité pour qu'une telle chaîne soit sélectionnée avec des variants pris au hasard ? Il y a 20 acides aminés différents, ainsi 20^{140} séquences possibles. Un nombre considérable. Trop grand ? Ici, une image peut illustrer l'étendue du problème (d'après Bell, 1997). Imaginons la surface de la terre recouverte, sur un mètre d'épaisseur, par des protéines avec une longueur de 140 acides aminés ; chaque protéine change sa séquence chaque seconde au hasard, sans que la même séquence puisse réapparaître et cela continue depuis l'origine de la terre. Malgré tout, il reste tout à fait improbable qu'une protéine d'hémoglobine apparaisse dans ces conditions. Si l'on s'en tient à ce résultat, les promoteurs d'une main bienfaisante guidant les pas de l'évolution peuvent être rassurés dans leurs convictions.

L'argument est fallacieux car la sélection naturelle ne procède pas de cette façon mais par une succession d'améliorations ou plutôt d'étapes, chacune viable là où elles se manifestent et dont l'itération peut aboutir à des structures complexes. Un jeu avec des mots et des lettres permet de mieux saisir l'aspect novateur de l'argument. On commence par un mot, ici en anglais, disons WORD qui doit être transformé en un autre mot de quatre lettres, GENE. Les mots sont des séquences de lettres et les protéines sont des séquences d'acides aminés d'où la logique de l'analogie. Si les lettres sont changées au hasard, combien de temps prendra la transformation ? Il y a 260 « words » possibles de quatre lettres et, si l'on change une lettre toutes les secondes, le temps requis pour obtenir le mot GENE sera de deux à trois jours. Si maintenant l'on adopte d'autres règles, sélectionnistes dans un certain sens, les résultats seront très différents. La première règle est que seuls des changements qui donnent

des mots du vocabulaire anglais sont retenus, la deuxième que seuls les mots plus similaires au mot GENE (ils ont la bonne lettre à la bonne place) remplacent ceux qui sont moins similaires. La première étape est le passage de WORD à WORE (en 15 secondes), puis GORE – GONE – GENE, obtenu en quelques minutes (Bell, 1997 ; Barton et al., 2007). L'évolution par la sélection procède par étapes et le plus souvent dans des temps compatibles avec les variations de l'environnement. Lorsqu'un changement au niveau des gènes permet une meilleure adaptation au milieu ambiant, il est retenu, la population s'est adaptée et elle est prête pour de nouvelles étapes sélectives. Les mutations génétiques sont produites au hasard (disons dans la plupart des cas), mais le hasard n'a rien à faire dans l'évolution par la sélection. Un autre récit évoquant les lettres, *La Librairie de Babel* par J. L. Borges illustre aussi parfaitement l'incohérence de s'en remettre au hasard. La librairie de Babel contient toutes les séquences possibles de lettres et donc tous les livres écrits et encore à écrire. La difficulté est de trouver un de ces livres dans cette bibliothèque, noyés qu'ils sont dans un univers de non-sens.

Revenons maintenant à la molécule d'hémoglobine. La représentation de celle-ci par un enchaînement ordonné d'acides aminés est très simplificatrice, voire naïve, des régularités se dégagent dans sa structure. Elles font référence à d'autres molécules présentes dans d'autres organismes, très anciens pour certains. La molécule d'hémoglobine consiste en deux paires similaires de chaînes de polypeptides appelées globines (2 alpha globines et 2 beta-globines). À chacune de ces globines est attaché un hème. Un hème consiste en un atome de fer tenu dans un cercle appelé porphyrine. Cette hème capte les atomes d'oxygène et les transporte dans le sang, les globines stabilisant la structure et retenant l'oxygène. L'hémoglobine se présente donc comme un assemblage d'éléments plus simples et d'origine très ancienne, conformément à ce que l'on peut attendre de l'action de la sélection naturelle. La séquence d'acides aminés des α et β globines est identique à 50 %, quel que soit le type d'animal vertébré choisi, elles ont un ancêtre commun datant de – 450 millions d'années (Ma) selon Goodman et al., (1987). Ces deux molécules dérivent de la myoglobine, une molécule stockant l'oxygène dans les tissus. Les relations entre ces molécules sont claires d'après leur séquence d'acides aminés et leur structure tridimensionnelle caractéristique de toutes les globines (Dickerson & Geis, 1983). Elles se retrouvent aussi chez de nombreux invertébrés tels que les insectes, nématodes, annélides et même chez les plantes (Appleby, 1984). En réalité, la famille des globines est présente dans virtuellement tout le règne vivant, depuis les organismes les plus simples, les bactéries par exemple (e. g. LaCelle et al, 1996), les unicellulaires eucaryotes, les animaux et les végétaux. Les globines, sous

forme de protoglobines étaient certainement présentes dans les premiers organismes terrestres, il y a plus de 3 milliards d'années (Wajcman et al., 2009). Les séquences d'acides aminés d'une globine de mammifère et celle d'une bactérie peuvent être assez différentes mais leur configuration tridimensionnelle est remarquablement semblable. Les fonctions des premières globines n'ont pas forcément été les mêmes que celles qui sont les leurs actuellement, i. e. le transport et l'alimentation en oxygène des cellules, elles ont pu être beaucoup plus variées. Ainsi, les globines ont dû servir à piéger les molécules d'oxygène pour protéger les protéines sensibles à cet élément (Hardison, 1998), ceci dans un monde dont la nature chimique était alors essentiellement réductrice (voir grande oxydation, 9. 6. 2). À propos de l'hème, l'autre composant de l'hémoglobine, celui qui contient l'atome de fer fixant l'oxygène, sa présence dès l'apparition de la vie terrestre est très plausible. L'hème participe à de nombreuses fonctions, comme le transport de gaz (O2, NO, CO). Pour rester stable et actif, l'hème doit être entourée par un environnement hydrophobe, assuré par les protéines qui l'entourent, les globines dans l'hémoglobine.

L'exemple de l'hémoglobine est effectivement bien choisi mais pas dans le sens où l'entendent les réfractaires à l'idée d'évolution. L'adaptation par la sélection a pour résultat la création d'unités fonctionnelles à la fois robustes et plastiques, avec l'intervention de modules simples et interchangeables en partie (e. g. hème et globine).

L'exemple des yeux, évolution d'une structure complexe (Innovation). Les yeux des vertébrés ont tous les caractères d'une structure complexe dont l'évolution par une série d'étapes présentes chez des formes intermédiaires est difficile à concevoir. Mais dans ce cas, la série d'intermédiaires peut être observée dans la nature, chez les mollusques en particulier. Il se trouve que des « yeux » primitifs ont leur utilité ainsi que le montre l'algue verte unicellulaire *Chlamydomonas* qui possède un groupe de granules pigmentaires à la surface du **chloroplaste**. Inutile de rechercher les composants de l'œil des vertébrés, la cornée, l'iris, la rétine…, il n'y en a pas, aucune image ne peut être formée, aucun mouvement ne peut être détecté. Quelle est l'utilité d'une telle structure ? « L'œil » de *Chlamydomonas* ne peut servir qu'à déceler la présence de la lumière. Bien peu de chose pour un mammifère mais une capacité qui peut être cruciale pour une algue verte se nourrissant grâce à l'énergie lumineuse. Même la structure la plus simple peut être décisive dans la survie et le succès de l'organisme qui la porte. L'évolution de cette structure donne donc prise à la sélection. Nilsson & Pelger (1994) proposent un modèle d'évolution de l'œil dans l'optique d'estimer le nombre de transitions nécessaires, débutant à partir d'un simple dispositif sensible à la

lumière et menant à l'œil complexe des vertébrés, avec 1 % de changements autorisés dans la structure à chaque étape. Cette série prendrait 400 000 générations pour évoluer. Comme tout modèle, celui-ci admet de nombreuses simplifications mais il montre tout de même que l'évolution de cette innovation complexe est non seulement possible mais probable au cours des temps géologiques (Land & Nilsson, 2012).

La biologie comparative de l'œil à travers le monde animal établit que la sélection naturelle suffit à expliquer son évolution et, parmi beaucoup d'autres auteurs, Bell (1997) affirme qu'il en est de même de toutes les adaptations complexes ou nouveautés évolutives. C'est alors que naissent difficultés et oppositions.

4. 2 « Fonctionnalisme et structuralisme »

Durant toute l'histoire de la biologie évolutive, deux courants de pensée se sont exprimés et souvent affrontés (e. g. Ghiselin, 1997 ; Amundson, 2005 ; G. Wagner, 2014). Le premier est appelé **fonctionnalisme** (ou adaptationnisme), il affirme que chaque trait d'un organisme peut être expliqué à travers sa fonction et sa valeur adaptative, dans le plus pur style darwinien et la force principale derrière l'adaptationnisme est la sélection naturelle.

L'autre style de pensée peut être qualifié de **structuralisme** selon G. Wagner (2014), sa définition n'est pas aisée mais une façon possible de l'introduire est de se souvenir du manifeste structuraliste le plus influent, les *Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm* de Gould & Lewontin (1978). Ces deux auteurs attaquent frontalement la thèse « tout est adaptation », les spandrels (espace entre deux arches) de la basilique Saint Marc à Venise n'ont pas été créés pour abriter des images pieuses mais sont la conséquence géométrique d'une structure architecturale comportant des arches, ce sont des contraintes imposées par la conception du bâtiment. L'équivalent en biologie humaine serait le menton, qui n'a rien à voir avec un trait issu de l'action de la sélection mais vient de la réduction de la rangée dentaire par rapport à l'ensemble de la mandibule. La conviction dans l'universalité de l'adaptation est taxée de « Panglosienne », d'après le Dr. Pangloss, une création de Voltaire, qui assure que tout ce qui advient est la meilleure des choses possibles. Avec ce Dr. Pangloss, Voltaire entend parodier le philosophe Leibniz qui prétend que ce monde est le meilleur des mondes possibles. Après la charge de Gould et Lewontin (1978) les adaptationnistes deviennent nettement plus circonspects dans leurs analyses. Un des principaux thèmes à être considéré concerne les contraintes que les

processus du développement placent sur les processus évolutifs (Maynard Smith et al., 1985). La notion d'optimalité de chaque fonction de l'organisme se trouve ébranlée si bien qu'après cette publication, les études sur l'adaptation ne seront plus les mêmes (e. g. Weibel et al., 1998).

Le structuralisme s'intéresse à des questions comme la venue des plans d'organisation chez les animaux ou plus généralement au développement de la complexité biologique. Selon de nombreux auteurs (e. g. Reeve & Sherman, 1993 ; Wagner & Laubichler, 2000) ces questions sortent du cadre de la génétique des populations qui voit l'organisme comme une simple collection de gènes capable de produire des différences de fitness. Il y a une composante historique marquée dans les thèses structuralistes et elle se manifeste de façon évidente dans la recherche d'**homologies**. Ces entités s'expriment généralement dans un grand nombre d'espèces et elles sont apparues chez un ancêtre commun. Amundson (2005) soutient que les homologies influencent profondément le type de développement, les possibilités de changements morphologiques et au final les potentialités d'adaptation des espèces. On comprend ici l'importance du développement et des contraintes associées dans l'évolution. En revanche, la sélection naturelle qui agit sur les populations à l'intérieur de l'espèce a peu de prise au-delà, notamment sur les modalités du développement. Ceci ne signifie pas que le structuralisme rejette en bloc l'intervention de la sélection naturelle, celle-ci a pu intervenir durant les premiers stades de l'organisation d'une homologie, en d'autres termes, lorsqu'elle était vraisemblablement une adaptation à un milieu nouveau et avant que les phases du développement ne soient étroitement canalisées. Souvent, seule l'étude des fossiles peut éclaircir ces circonstances, par exemple le passage d'animaux aquatiques vers le milieu terrestre ou l'apparition des plumes à partir des écailles chez les reptiles qui deviendront des proto-aviens. Certains structuralistes iront jusqu'à nier toute intervention de la sélection naturelle, voie radicale qui ne les a menés nulle part (e. g. Ho & Saunders, 1984).

Des précurseurs comme Pere Alberch et Emily Gale ont présenté les premières preuves expérimentales de l'importance des « types de développement » pour l'évolution morphologique (Alberch & Gale, 1983 ; 1985). Ils étudient les modalités de la réduction du nombre de doigts chez les vertébrés tétrapodes. Pour la plupart des tétrapodes, les doigts sont perdus suivant un ordre qui est toujours le même (Morse, 1874) : le doigt 1 est perdu en premier, puis, dans l'ordre 5, 2, 3, 4. Chez les Urodèles, qui appartiennent aux Batraciens, la séquence est 5, 4, 3, 2. Il y a donc un style de perte des doigts propre aux Urodèles alors que tous les autres groupes de vertébrés tétrapodes suivent un autre ordre. Comment interpréter cette différence ? Une

explication de type fonctionnaliste proposerait une manière différente d'utiliser les membres chez les Urodèles, découvrant un rôle pour l'intervention de la sélection naturelle. À vrai dire, peu d'éléments supportent ce genre d'explication. Le structuraliste voit dans cette différence des styles de développement distincts pour les appendices des deux groupes. Alberch et Gale vont tester cette hypothèse. L'idée générale est de provoquer expérimentalement une perte des doigts chez des individus des deux groupes en appliquant le même traitement expérimental. Les animaux utilisés sont des batraciens, groupe qui comprend les Urodèles (e. g. salamandre) et qui se prête facilement à des manipulations du développement, avec des Urodèles du genre *Ambystoma* et des Anoures du genre *Xenopus*. Alberch et Gale (1983 ; 1985) traitent les premiers stades des bourgeons des membres avec un inhibiteur de **mitose** réversible. Les auteurs constatent que les modalités de perte des doigts chez *Xenopus* et *Ambystoma* sont différentes et suivent le style propre aux Urodèles d'une part (*Ambystoma*) et celui de la majorité des vertébrés chez *Xenopus*. Il devient clair que les différences dans l'évolution de la perte des doigts chez les vertébrés tétrapodes ne sont certainement pas causées par des facteurs fonctionnels (adaptations) mais peuvent être expliquées par des facteurs propres au « style de développement » des Urodèles d'une part, d'autres tétrapodes de l'autre.

Gènes homéobox et conservation des mécanismes du développement. Le mode de conservation des mécanismes du développement est largement confirmé après la découverte de gènes du développement maintenus à travers de nombreuses lignées animales, avec notamment les **gènes homéobox** qui sont les premiers découverts (Gehring, 1998). Depuis, il est parfaitement établi que tous les animaux possèdent un ensemble de gènes conservés au cours de l'évolution et qui dirigent le développement des plans d'organisation. Cette découverte n'entre pas dans le cadre de la théorie néoarwinienne qui considère le génome comme une collection de facteurs héréditaires soumis à des changements constants et non orientés, sans considérer la possibilité que des structures du génome restent inchangées durant de longues périodes (Amundson, 2005). De toute évidence, ces structures génétiques conservées limitent la portée de la sélection naturelle. Par exemple, des anatomistes comme Owen (1849) avaient, en leur temps, noté des similitudes morphologiques remarquables dans la construction des membres des vertébrés terrestres. Selon Owen, les similitudes anatomiques ne peuvent être expliquées par les nécessités du fonctionnement. Ainsi Shubin et al., (1997) relèvent une identité génétique dans la construction de ces membres. Plus tard, Shubin et al., (2009) découvrent des homologies de développement entre le membre des vertébrés et celui des insectes alors que l'anatomie des deux

types de membre est totalement différente, il existe donc un fond génétique commun relatif au développement. Ceci montre que les gènes et le développement impriment une organisation des structures qui dépasse les seules nécessités du fonctionnement. Ces lignes s'inspirent du livre de G. Wagner (2014) : *Homology, Genes, and Evolutionary Innovation*, le sujet est à peine effleuré ici et je recommande cette lecture.

4. 3 « Adaptations et innovations. Y a-t-il une différence ? »

La théorie darwinienne apporte une réponse on ne peut plus claire à cette question : le modèle d'explication proposé par Darwin est entièrement centré sur la sélection qui est à l'origine des adaptations. L'agenda du programme adaptationniste est d'expliquer l'évolution par la sélection de caractères qui augmentent la survie et le succès reproductif. Apparemment, les innovations évolutives répondent à ces deux impératifs, il est logique de faire intervenir la sélection dans leur origine et il s'agit donc d'adaptations plus ou moins complexes. La genèse de l'œil (voir plus haut) et les innovations métaboliques enregistrées dans les expériences de Lenski (2004, chapitre sélection, 3. 2. 3) sont entièrement en accord avec ces idées.

Mais la toute-puissance de la sélection est plutôt mise à l'épreuve par les thèses structuralistes exposées ci-dessus. Elle l'est tout autant lorsqu'il s'agit d'expliquer l'origine des espèces (Mayr, 1942, 1963 ; Margulis & Sagan, 2002, G. Wagner, 2014 : 121). La spéciation allopatrique, dans plusieurs de ses formulations, ne dépend pas ou alors de façon accessoire de l'action de la sélection. Le problème de la spéciation est totalement distinct de celui de l'adaptation, les deux domaines ont des programmes de recherche différents. Dans le même style, A. Wagner (2011) propose un même changement dans les programmes de recherche concernant l'évolution des adaptations et celles des innovations. L'exemple de l'évolution de la carapace des tortues, exposé par G. Wagner (2014), ne résout pas tous les problèmes mais il expose les nombreux défis incompatibles avec une explication purement adaptationniste. Si l'on revient à la question posée dans le titre du paragraphe, il est certainement trop tôt pour qu'une réponse claire se dessine. Les phénomènes en jeu sont immensément complexes et imbriqués, allant de contraintes morphologiques à génétiques : i. e. l'origine et la nature des variations (Charlesworth, 1990), la différentiation et la redondance des éléments aussi bien morphologiques que génétiques (e. g. gène duplication, Ohno, 1970 ; Conant & Wolfe, 2008), la modularité des éléments du phénotype (Raff,

1996), les spécialisations fonctionnelles telles que l'apparition de nouveaux types cellulaires (Michod, 1999 ; 2006), la canalisation et la résilience du phénotype et des étapes du développement (Waddington, 1957).

Une définition pour l'adaptation. Le terme adaptation se réfère à la fois à une condition (le trait qui a une fonction biologique, adaptation sensu stricto) et à un processus, celui qui a donné naissance à l'adaptation, i. e. l'action de la sélection naturelle (Brandon, 1990). Cette distinction disparaît souvent dans les discussions sur l'adaptation mais elle est généralement incluse dans les définitions relatives à l'adaptation. En termes plus explicites, le milieu extérieur poserait aux organismes un certain nombre de problèmes que ceux-ci doivent résoudre. Les solutions résultent de l'action de la sélection naturelle. Lewontin (1978) propose l'analogie de la clé que l'on adapte à une serrure en la taillant et la limant mais, par la suite, il montre que cette vision purement fonctionnelle ne tient pas, car en biologie la clé et la serrure se modifient constamment, du fait des variations de l'environnement mais aussi de l'action de la sélection naturelle ou de la dérive génétique. Voici une définition de l'adaptation, largement répandue : « une adaptation est un trait qui augmente la fitness et qui, historiquement, provient de l'action de la sélection naturelle sur la fonction de l'adaptation » (e. g. Brooks & McLennan, 1991 ; Lauder, 1996 et références associées). La jauge de l'adaptation est donc la fitness qui doit forcément augmenter. Les problèmes liés à la notion de fitness ont déjà été évoqués dans le chapitre sélection (3. 3. 1). Une des difficultés majeures réside dans le fait que, dans bien des cas, la fitness s'érode durant l'action de la sélection naturelle. La fitness est donc « contexte dépendant » et cela de plusieurs manières qui influent sur l'efficacité et la possibilité des adaptations (Stearns, 2017). Certaines seront exposées ici.

4. 4 « Versatilité des adaptations »

La fitness des variants (génétiques ou phénotypiques) dépend souvent de leur fréquence et de celle d'autres espèces présentes dans la population. Ici, c'est l'environnement biologique qui importe le plus, les facteurs physiques varient aussi mais plus fréquemment à l'intérieur de bornes extrêmes qui, elles, restent relativement constantes (il faut admettre qu'une telle proposition devient de plus en plus difficile à souscrire dans l'ère du réchauffement climatique). Quoi qu'il en soit, selon Schemske (2009) si un organisme est adapté à des températures extrêmes de – 10°, par exemple, il le restera durant toute sa vie. L'environnement biotique propose de nombreux challenges aux organismes, auxquels ils s'adaptent plus ou moins efficacement. Ainsi

l'adaptation à un prédateur peut comporter une fragilité par rapport à un autre prédateur et l'adaptation d'une espèce peut menacer la survie d'une autre espèce. Un autre challenge, cette fois proposé aux chercheurs, est de détecter les adaptations dans un univers biologique où de très nombreuses espèces cohabitent et interagissent. Ici, nous n'examinerons que les exemples d'interactions et d'adaptations correspondant à des fluctuations dans l'abondance relative des espèces, ce qui modifie la forme et même la direction de la sélection exercée par l'environnement.

Des mollusques herbivores généralistes (escargots et limaces) et des aphides (pucerons) spécialistes se nourrissent de la **moutarde noire** (*Brassica nigra*) et les études de Lankau et Strauss (2008) montrent que les mollusques généralistes imposent une forte sélection sur les plants de moutarde. Ceux-ci produisent alors de forts taux de composés chimiques toxiques, éloignant ainsi les mollusques. Dans ces conditions, les aphides, insensibles aux défenses chimiques, prospèrent et préfèrent les plants de moutarde les plus grands et les mieux défendus chimiquement, ceux ayant échappé aux attaques des mollusques. De plus, la production de défenses chimiques a un coût pour la plante. Ainsi, lors d'une année riche en mollusques, la sélection favorise les plantes défendues chimiquement alors qu'au cours d'une année où les mollusques se font rares, la sélection favorise les plantes les moins défendues. La production de composés chimiques toxiques a tous les caractères d'une adaptation mais son mode d'action est soumis à des fluctuations qui répondent, avec plus ou moins de justesse, aux fluctuations plus larges de l'environnement biologique (Strauss, 2017).

En général, des traits favorisés dans une population à faible densité ne le sont pas dans une population à haute densité. Revenons à l'exemple de la moutarde noire qui, décidément, a plus d'un composé toxique dans son sac. Certains individus produisent des niveaux élevés d'un composé phytochimique appelé **sinigrine**, toxique pour les champignons du sol entourant la plante (Lankau, 2011). Ces plants sont de bons compétiteurs aux dépens d'autres espèces végétales qui, elles, bénéficient de synergies avec le monde fongique (les champignons). La moutarde noire se passe très bien des champignons mais le coût de la production de sinigrine est élevé. De la sorte, dans les espaces riches en plants de moutarde noire, les individus produisant peu ou pas de sinigrine sont avantagés. Un cycle dû à l'alternance coût/bénéfice peut alors se mettre en place : des génotypes de la moutarde noire produisant plus de sinigrine perdent face à des génotypes produisant peu de sinigrine qui, eux, perdent face à d'autres espèces utilisant les synergies avec les champignons du sol, qui perdent à leur tour face aux génotypes de la moutarde noire riche en sinigrine. En quelque sorte, une version étendue du

jeu ciseau/pierre/papier. Les traits sélectionnés varient avec les conditions du milieu mais aussi avec la densité relative des organismes et les coûts associés à leur défense. Bien que les interactions négatives dominent dans les rapports entre ces végétaux et leurs diverses adaptations, le résultat, peut-être paradoxal mais ayant une valeur générale, est que ces interactions contribuent au maintien de la diversité intra-spécifique ainsi qu'à la diversité globale (voir 9. 2). Lorsque le nombre d'espèces prises en compte dans la communauté s'accroît avec leurs fluctuations en densité relative et en composition, la reconnaissance des adaptations à l'environnement biologique devient plus délicate.

4. 5 « Les caractères, objets de l'adaptation. Trade-offs et contraintes »

Les organismes sont souvent analysés à partir de caractères (ou traits) distinctifs, liés à une fonction définie (les pattes et le déplacement, par exemple). Sous l'angle de la génétique, un gène peut affecter plusieurs traits (**pléiotropie**) et un trait être affecté par plusieurs gènes (**épistasie**). Dans la perspective de l'unité de l'organisme, les traits sont évidemment connectés d'une façon qui génère l'apparition de trade-offs. Ces trade-offs ont été reconnus très tôt, voici par exemple ce qu'affirme Geoffroy St Hilaire en 1830 : « Un organe normal n'acquiert jamais une prospérité extraordinaire, qu'un autre de son système ou de ses relations n'en souffre dans une même raison ». Ainsi, une augmentation, un excès sur un point, suppose une diminution sur un autre et, comme l'écrit Goethe, le budget de la nature étant fixe, une somme considérable, affectée à une dépense, exige ailleurs une économie. Bennett & Lenski (2007) adressent la question du coût nécessaire de l'adaptation (sous forme de trade-offs) qui, selon Avise & Ayala (2007), entraîne, s'il est confirmé, des contraintes. Dans le cadre des expériences de Lenski sur les bactéries *Escherichia coli*, Bennett & Lenski veulent vérifier la réponse des bactéries à des changements de température. Après 2000 générations de sélection thermique, beaucoup de colonies montrent une plus grande fitness pour les basses températures (elles résistent mieux aux basses températures) mais associée à une fitness moindre pour les températures élevées (elles résistent moins bien aux températures élevées), ce qui confirme la réalité des trade-offs. Une définition moderne des trade-offs pourrait être : ils se manifestent quand un changement évolutif augmente la fitness d'un trait et diminue la fitness d'un autre trait (Stearns, 2017). Le constat que tous les traits d'un organisme sont impliqués dans des trade-offs rend difficile et même hasardeuse l'estimation de la fitness et par la même des adaptations. La fitness

devient une mesure composite qui résume l'intervention de nombreux traits dans les performances reproductives et aussi dans la survie des organismes, d'où les difficultés récurrentes pour la définir.

Ces réflexions trouvent une illustration concrète dans les travaux sur la taille des couvées chez les oiseaux. David Lack (1947a, 1948, 1954) s'interroge sur les variations importantes du nombre d'œufs produits et couvés par les parents lors d'un seul épisode de reproduction, cela pour des espèces différentes ou chez la même espèce. Les oiseaux produisent, en moyenne, entre un et plus d'une douzaine d'œufs et chez la même espèce, les parents peuvent produire des couvées très en dessous ou au-dessus de la moyenne. Lack prévoit que la sélection naturelle adapte la taille des couvées dans le but de produire, en moyenne, le plus de survivants capables de se reproduire. Une couvée trop petite produira moins de nouveau-nés que les parents auraient pu produire et une couvée trop nombreuse peut aussi échouer en partie si les parents ne sont pas capables de s'occuper de tous les œufs et de nourrir les nouveau-nés. L'hypothèse de Lack définit plusieurs acteurs et variables, les parents, la taille des couvées, le nombre de nouveau-nés et parmi eux, ceux qui seront capables de se reproduire. Une contrainte se présente, la quantité de nourriture que les parents peuvent ramener au nid durant la période de développement des oisillons. Cette contrainte donne lieu à un trade-off entre le nombre de nouveau-nés et la quantité moyenne de nourriture qu'ils peuvent recevoir. Ce modèle semble tenir compte des paramètres principaux impliqués dans la reproduction et il est formalisé par la relation $\mathbf{W = n\,P\,(n)}$ avec **W** la fitness des parents, **n** la taille de la couvée, **P (n)** la probabilité qu'un œuf donne un adulte capable de se reproduire. L'analyse montre que si **P (n)** décline rapidement pour les valeurs importantes de **n**, les valeurs de **W** auront une forme en cloche et il y aura une valeur optimale de **n** qui correspondra aussi à une valeur optimale de **W** ou à un maximum de la fitness parentale.

Cette hypothèse et d'autres versions plus élaborées, dues aussi à Lack et à d'autres auteurs, ont été testées durant près de 40 ans avec de nombreuses espèces d'oiseaux, notamment *Parus major* (la mésange charbonnière). Chez cette espèce, la couvée la plus féconde compte 12 œufs mais le nombre d'œufs le plus commun dans les couvées n'est que de 8 à 9. Paradoxalement, les parents semblent produire des couvées, qui en moyenne, recensent moins de descendants que celles qui pourraient optimiser leur fitness. D'autres espèces aviaires présentent la même singularité. Ainsi, les seuls paramètres retenus par Lack ne permettent pas d'expliquer ni la variabilité ni la taille des couvées. Alors que la divergence entre la théorie et la réalité des couvées gagne en évidence, les chercheurs réalisent que les parents doivent optimiser les couvées tout au long de leur durée de vie et non sur une seule année (e.g.

Charnov & Krebs, 1974, Seger & Stubblefield, 1996). Élever une couvée abondante durant une année peut compromettre la reproduction dans les années suivantes. Il s'agit d'un trade-off classique, objet de nombreuses études dans le cadre des théories d'histoire de vie puisqu'il est reconnu chez de très nombreuses espèces. De plus, l'apport alimentaire n'est pas la seule variable en jeu, la pression des prédateurs, pour ne prendre que cet exemple, peut avoir une influence considérable sur la taille des couvées. La prédation s'exerçant sur les nids peut résulter dans des couvées plus petites, réduisant l'investissement consacré à un seul essai de reproduction, tout en préservant l'avenir de futures couvées (Martin, 1995).

On réalise alors que les trade-offs ne conduisent pas à l'apparition d'un nouvel optimum, à moins d'admettre que le simple fait d'exister pour une espèce la désigne comme étant la réalisation de cet optimum (cf. pic adaptatif ou certaines conceptions de la niche). Le trade-off reproduction immédiate/ reproduction dans le temps long et survie offre d'innombrables possibilités qui s'accomplissent dans la diversité des espèces. Il existe aussi des variations intra-spécifiques dans la réalisation de ces trade-offs. Chez *Parus major*, certains individus adaptent leur reproduction aux conditions extérieures de l'environnement et à leur propre condition physique (pour des raisons de vigueur, de santé, de qualité du territoire…). Des parents qui se trouvent dans de bonnes conditions laissent des couvées plus nombreuses que la moyenne, l'inverse est vrai aussi. Cependant, des limites ou contraintes existent dans la réalisation des trade-offs. Une des plus évidentes est la taille, qui se manifeste dans l'organisation du phénotype mais aussi la reproduction, le métabolisme pour ne citer que quelques exemples (voir A. Wagner, 2011).

Ainsi les trade-offs ont souvent pour effet de révéler des contraintes évolutives (Wainwright, 2007 ; Hoffmann, 2017). Des contraintes imposées par la fonction et le développement des traits de l'organisme peuvent limiter l'étendue des trade-offs possibles et donc des adaptations, comme dans l'exemple suivant, impliquant l'alimentation des poissons. Les premiers poissons (comme la plupart des vertébrés) capturent leurs proies avec leurs mâchoires situées dans la bouche, condition connue chez les **poissons cartilagineux** (raies et requins) et quelques **poissons osseux** (esturgeons et poissons pulmonés, e. g. Dipneuste). La capture des proies en milieu aquatique est rendue difficile par la densité et la nature visqueuse de l'eau. Il en résulte que beaucoup de poissons utilisent la succion pour capturer les proies. Dans cette technique, la bouche est rapidement projetée vers l'avant, avalant l'eau et la proie. Pour être pleinement efficace, la succion requiert la légèreté des os et des leviers dans la mâchoire, qui favorisent la transmission et la vitesse du déplacement. Mais une fois capturée, la proie doit être tuée et

mastiquée, ce qui nécessite des mâchoires fortes et robustes. Des contraintes fonctionnelles opposées (entre la capture et l'ingestion qui établissent un trade-off) limitent les possibilités d'adaptation dans les deux fonctions et la diversification morphologique des mâchoires. Cependant, les poissons osseux (**Téléostéens**) échappent à ce trade-off, avec l'apparition d'un second jeu de mâchoires, les mâchoires pharyngiennes. Elles sont situées à l'arrière de la cavité orale, juste à l'avant de l'œsophage. Elles mastiquent les proies, fonction dont les mâchoires orales sont libérées, permettant la diversification morphologique des deux types de mâchoires. Il s'agit d'une duplication fonctionnelle, d'une innovation morphologique qui reprend une fonction déjà existante mais accomplie par une nouvelle structure, levant ainsi une contrainte importante. Cette innovation est souvent évoquée pour expliquer la diversification remarquable des poissons osseux. L'idée de découplage est liée à l'origine des nouveautés évolutives. L'implication d'une structure dans plusieurs fonctions ou autre exemple, un changement dans une structure réclamant des changements dans d'autres structures mènent à une stase évolutive causée par la difficulté à changer un trait sans produire d'effets négatifs sur d'autres fonctions. Le découplage des structures permet le changement évolutif, il est la source de bien des innovations et résulte souvent de la duplication d'éléments structuraux (Koehl, 1996). L'exemple ci-dessus évoque aussi la duplication des gènes, considérée comme un facteur majeur d'innovations. (Wainwright, 2017).

L'importance des contraintes sur les possibilités d'évolution reste controversée. Ainsi, selon Thompson (2013), les occasions de changements morphologiques de grande portée (innovations) sont probablement rares car la complexité des organismes rend difficile toute réorganisation importante de leur structure. Les choses ne sont pas plus faciles au niveau génétique, les gènes interfèrent entre eux et la sélection s'opère sur de multiples caractères. La transmission de nombreux traits du phénotype est résumée dans une matrice exprimant les relations entre gènes (la G-matrix). Plusieurs études montrent que cette matrice reste inchangée malgré l'action de différentes formes de la sélection (Lande & Arnold, 1983 ; Arnold et al., 2008). Futuyma (2015) exprime une position plus pondérée sur l'importance des contraintes limitant l'adaptation. Des expériences de sélection artificielle sur des combinaisons de caractères offrent des résultats contrastés. Ainsi, les formats de plusieurs taches en forme d'œil sur les ailes du papillon *Bicyclus anynana* sont corrélés génétiquement. Beldade et al. (2002) réussissent à découpler la taille de deux de ces taches en exerçant une sélection artificielle, montrant qu'il existe des variations génétiques non corrélées pour chacun de ces traits. Mais un essai similaire, cette fois pour découpler la couleur des taches, a

échoué (Allen et al., 2008). Bien que Conner (2012) affirme qu'il existe peu de preuves de l'importance et même de l'existence de contraintes génétiques ou du développement, les expériences testant le relâchement de ces contraintes donnent des résultats mitigés. De plus, elles ne reposent que sur la sélection artificielle et ne mobilisent que les corrélations entre deux traits, alors que la probabilité des contraintes augmente avec le nombre de caractères corrélés.

Dans une de ces conclusions Futuyma (2015 : 52) souligne les difficultés dans l'évaluation et l'importance des contraintes pesant sur l'adaptation. La seule apparition d'innovations majeures au cours de l'évolution montre que les contraintes peuvent être surmontées, cela par l'action de la sélection naturelle, comme le prouve l'exemple de l'œil (voir plus haut). Mais beaucoup de questions demeurent, comme celle de la valeur générale des explications qui s'appliquent au cas de l'œil ou celui de l'influence croissante des contraintes avec l'augmentation de la complexité des organismes au cours de l'évolution. Wainwright (2017) assure que la complexité est le facteur qui a le plus d'impact sur l'évolution du vivant. La diversité des organismes est, selon lui, liée à leur degré de complexité.

4. 6 « Distribution spatiale des organismes et maladaptations »

Généralement, les populations sont distribuées sur plusieurs sites géographiques qui représentent autant de milieux hétérogènes. Sur certains d'entre eux, les populations restent stables ou s'accroissent (les sources) alors que sur les sites périphériques (puits) les populations rencontrent un milieu peu favorable, elles déclinent et, au final, peuvent s'éteindre car les naissances locales sont insuffisantes pour compenser la mortalité. Mais, grâce à l'immigration venue des sources, les populations des puits réussissent à se maintenir. Les organismes sont bien adaptés aux sources et mal adaptés aux puits (Dias, 1996 ; Gonzalez & Holt, 2002). Cette répartition géographique a d'importantes implications théoriques et pratiques (e. g. conservation des espèces).

Le concept de différences démographiques associées à des différences dans la qualité de l'habitat a été formalisé par Pulliam (1988). La stabilité du couple source-puits suppose l'absence d'évolution adaptative dans les puits. Cette maladaptation résulte, soit d'un déficit de variabilité génétique dans les populations puits, soit de l'inefficacité d'une variabilité existante, celle-ci étant effacée par l'afflux de gènes inadaptés issus des populations sources. Un exemple illustre cette situation : le poisson-moustique (*Gambusia affinis*) vit dans les « Bayous » du Texas et peuple les eaux douces et saumâtres. Il paraît

mal adapté dans les eaux douces, avec une reproduction très faible mais son adaptation à l'eau douce semble possible si l'immigration à partir des eaux saumâtres est interrompue artificiellement (Stearns & Sage, 1980). Un autre exemple, tiré cette fois des populations de la mésange bleue (*Parus caeruleus*) dans le sud de la France, est exposé par Blondel (1995) et Blondel et al. (1993) (voir 9. 3. 2).

Plusieurs autres facteurs peuvent influencer la dynamique des structures source-puits, comme la proportion respective des différents habitats, la dispersion des individus, le taux d'immigration, le degré de maladaptation des immigrants et la régulation des densités de population. De nombreuses études ont montré que le déplacement des individus à travers les habitats est essentiel, sur le long terme, pour supporter l'intégrité des populations, une forme de « l'effet de secours » (Brown & Kodric-Brown, 1977 ; Holt, 1993). Mais la qualité de l'habitat fluctue avec la variabilité biotique et abiotique, il en résulte que les populations des puits peuvent connaître des périodes de croissance, souvent éphémères mais de possibles renversements du couple source-puits auraient déjà été observés (Lavigne et al., 2018). Selon Brady et al. (2019 a, b) les maladaptations font partie du paysage évolutif bien qu'elles aient été largement négligées. Les biologistes tendent naturellement à voir l'évolution sous l'angle des succès évolutifs (adaptations) plutôt que du côté des échecs (maladaptations). Il faut avouer que de nombreuses raisons justifient ce choix. L'action de la sélection naturelle sur des caractères variables, cause d'adaptations et éventuellement de diversification, est omniprésente dans la nature (e. g. Darwin, 1859 ; Caïn, 1989 ; Kawecki & Ebert, 2004 ; Nosil et al., 2002). Par exemple, les populations évoluent rapidement avec les changements de l'environnement (Burger & Lynch, 1995) ; les résidents ont souvent un avantage évolutif (une fitness plus élevée) sur les immigrants (Hereford, 2009) ; les traits des espèces changent d'une façon prévisible avec l'environnement (Chuang & Peterson, 2016) ; des espèces invasives peuvent coloniser rapidement et s'adapter à un milieu nouveau (Philips et al., 2006 ; Colautti & Barrett, 2013). Il est cependant tout aussi évident que, localement, des espèces puissent être peu adaptées au milieu mais il est rare que ces phénomènes soient regardés comme des maladaptations.

Une première approche consiste à clarifier le concept de maladaptation et son importance dans la nature. Une analyse de données issues d'expériences de transplantations de populations montre que la signature d'adaptations locales apparaît dans 70 % des cas alors qu'elle n'est pas détectée dans 30 % d'entre eux (Leimu & Fischer, 2008 ; Hereford, 2009). Une autre preuve de l'ubiquité des maladaptations est que chaque manifestation de la sélection

naturelle peut être vue en termes de sélection contre des individus mal adaptés (Haldane, 1957 ; Barton & Partridge, 2000, voir coût de la sélection 3. 4. 2). La maladaptation se manifeste aussi par de fréquents épisodes de déclin des populations et d'extinctions locales (voir Levins 1969 ; Hanski, 1990 et la théorie des **métapopulations**), par la présence de populations puits et la réduction de la fitness des populations près des limites de leur distribution géographique (Gaston, 2003). La croissance exponentielle des articles relatant un déclin, une extinction locale ou définitive de populations et la contraction de leurs marges est une preuve décisive de l'incapacité de nombreux organismes à s'adapter à un nouvel environnement (e. g. Carpenter et al., 2008 ; Ceballos et al., 2017 ; Ripple et al., 2017). Au fond, l'extinction de plus de 99 % des espèces qui ont, à une époque ou une autre, peuplé la terre reste le paradigme incontournable de l'importance des maladaptations (Novacek & Wheeler, 1992 ; Kunin & Gaston, 1997).

Thompson (2005) rapporte quelques exemples de maladaptations, dont celles associées aux pratiques du coucou (*Cuculus canorus*) qui pond ses œufs dans les nids de nombreux autres oiseaux en Europe mais quatre espèces sont les plus communément visées. Dans le détail, plusieurs aspects de ce parasitisme des couvées étonnent : certaines espèces d'oiseaux en Grande-Bretagne sont peu ou pas visitées par le coucou mais présentent des phénomènes de rejet notables vis-à-vis de lui (l'oiseau hôte se débarrasse des œufs du coucou en les basculant hors du nid). Parmi quatre espèces parasitées, trois rejettent activement les œufs du coucou de leur nid alors que la quatrième (l'accenteur mouchet, *Prunella modularis*) ne le fait pas. Comment expliquer ces disparités dans le comportement des hôtes du coucou qui témoignent d'une maladaptation chez certains d'entre eux ? L'hypothèse vraisemblable assume que les espèces dotées de défenses mais non parasitées sont d'anciens hôtes du coucou qui ont développé des mécanismes de rejet et donc ont été abandonnés (provisoirement ?) par le coucou. L'accenteur serait un hôte nouveau qui n'aurait pas encore développé de défenses. Ici se fait jour la complexité des adaptations (coévolution) lorsqu'elles concernent des interactions entre espèces. Les défenses développées par une espèce entraînent des maladaptations chez d'autres, prédateurs et parasites en particulier, qui cherchent d'autres victimes. Mais le développement de défenses implique des coûts (ici la surveillance du nid qui se fait au détriment de l'alimentation des nouveau-nés). Si le poids des parasites se fait moins sentir pour une espèce, celle-ci a tendance à abandonner ses défenses en raison des coûts associés. Ces trade-offs expliquent la rareté des « courses aux armes », i. e. l'escalade des défenses versus les contre-défenses chez les êtres vivants (voir Reine Rouge 2. 6. 1 et le cas de la moutarde noire plus haut).

Causes des maladaptations. Brady et al. (2019 a) identifient deux types de maladaptations 1 – celles liées aux changements des caractères dans une population 2 – celles résultant de la structure (hétérogénéité) de l'environnement ou des changements qui l'affectent. Parmi les premières, ils recensent les mutations, la dérive génétique, l'apport de gènes venant d'autres populations, les trade-offs, un épisode sévère de sélection menant à une forte réduction de la population (coût de la sélection ou de l'adaptation). Les changements dans l'environnement (physique ou biologique) génèrent de nombreuses maladaptations dont quelques exemples ont déjà été exposés ci-dessus. Des maladaptations liées à la densité des populations sont communes. Une densité de population trop importante peut épuiser les ressources et attirer les prédateurs ; à l'inverse, une fréquence trop faible peut entraîner la population vers l'extinction (**effet Allee**, Allee, 1931 ; Lande, 1993, voir 9. 3. 2). Si la sélection dépend de la fréquence des génotypes ou des phénotypes elle peut accroître ou diminuer la fitness moyenne de la population (Svensson & Connallon 2019). Un nouvel environnement peut déclencher une réponse qui aurait été adaptée à un contexte ancien mais mal adaptée au contexte nouveau. L'empreinte humaine sur la nature engendre un grand nombre de ce que l'on nomme « pièges évolutifs », délétères pour la biodiversité avec, par exemple, des oiseaux marins ingérant de la matière plastique ou tout autre déchet et de malheureux batraciens essayant de s'accoupler avec une canette de bière (Delibes et al., 2001 ; Robertson & Hutto, 2006 ; Robertson et al., 2013).

Comment réconcilier, si cela est possible, les deux perspectives, la force des adaptations (domaine des biologistes de l'évolution) et l'existence de maladaptations (mises en évidence par les écologistes). Selon Brady et al. (2019 b), les deux groupes n'utilisent pas les mêmes mesures de la fitness. Les biologistes de l'évolution se focalisent sur la fitness des traits, ainsi un individu (ou population) est mal adapté quand sa fitness est inférieure à celle d'autres individus (ou population) pris en tant que référence (explicitement ou non cette référence s'applique à un optimum global ou pic de fitness, supposé stable dans le paysage adaptatif). Cette vision classique de l'évolution s'adresse aux changements de fréquence des gènes et à la valeur adaptative des traits du phénotype (fitness relative). Spécifiquement, elle assume une taille constante des populations (Wallace, 1975 ; Bell, 1997 ; Reznick, 2015). Au contraire, l'attention des écologistes est tournée prioritairement vers la taille des populations (on peut en dire autant des paléontologues). De la sorte, une population grandissante ou stable est perçue comme étant bien adaptée et une population en déclin suggère des maladaptations. Le point de vue des écologistes ignore donc les changements de fréquence des gènes (Elton &

Nicholson, 1942 ; Hutchinson, 1959 ; Levins, 1969). Au passage, dans ces deux conceptions de la fitness, il est possible de voir la distinction entre microévolution (changement de fréquence des gènes) et macroévolution (le devenir des populations).

Comme toujours lorsqu'il s'agit de fitness, en pratique les choses se compliquent rapidement et de nombreuses mesures de la fitness sont incomplètes ou font appel à des approximations plus ou moins pertinentes, sans compter la référence obligée à un optimum fixe. De plus, la fitness (moyenne ou relative) change au cours de l'épisode d'adaptation (Orr, 2000). Une autre complication intervient lorsque la fitness moyenne de la population reste stable ou diminue alors que la fitness relative de certains phénotypes augmente et qu'ils se dirigent vers le sommet du pic adaptatif (Wade, 1985 ; Lenormand 2002 ; voir discussion théorème de Fischer, 3. 3. 4).

4. 7 « Conclusion »

Quid de l'adaptation ? Qu'est devenu notre chat ? Aurait-il déchiré quelques pages de ce manuscrit ? Serait-ce le chat du Cheshire imaginé par Lewis Carroll, fait d'apparence et privé de réalité ?

Pourtant les adaptations sont tangibles et évidentes, comme dans l'exemple des vibrisses du chat, les nageoires des poissons et une infinité de cas exposés dans tous les traités relatifs à l'évolution. L'apparition d'adaptations semblables dans des groupes phylogénétiquement éloignés soumis aux mêmes conditions de milieu reste une des meilleures preuves de l'action de la sélection naturelle. Alors, pourquoi le concept d'adaptation rencontre-t-il tant de défiance pour reprendre une formulation de Lewontin (1978) ? Les maladaptations, dans toutes leurs formes, apparaissent très communes dans la nature et le deviendront de plus en plus dans notre monde qui change. Certaines questions, issues de la perspective des maladaptations, doivent maintenant être posées. Elles peuvent nous aider à comprendre les limites de la sélection naturelle et l'influence des forces qui y sont liées, positives et négatives et qui, dans certains cas, restreignent son action (Brady et al., 2019 a,b).

Selon Darwin (1859), la sélection naturelle scrute, à tout instant, les êtres vivants dans leur milieu et les adapte en fonction de ses changements. Le problème de cette action de la sélection, en quelque sorte routinière, est qu'elle n'aboutit généralement pas à des améliorations durables et tangibles. Il se produit plutôt des ajustements temporaires entre les interactions qui lient les différentes populations et espèces au milieu. De puissants facteurs de rappel, générés en premier lieu par l'ubiquité des trade-offs et des

maladaptations qui peuvent en résulter, sont eux aussi constamment à l'œuvre. Pour peu que l'adaptation soit concernée, l'attention se tourne plutôt vers les nouveautés évolutives, les structures complexes et leur corollaire, la complexification des organismes au cours de l'évolution. L'exemple de l'œil ne se discute guère et l'empreinte de la sélection naturelle y est évidente. En est-il de même pour d'autres innovations, par exemple l'apparition d'un second jeu de mâchoires chez les poissons ? La réponse est ici moins évidente car il est difficile d'imaginer un rôle pour des embryons de mâchoires et, à ma connaissance, aucune série de passage n'est connue entre de secondes mâchoires embryonnaires et des mâchoires pleinement développées chez des poissons actuels ou fossiles. Les difficultés liées à la compréhension de l'évolution comme le résultat obligé et exclusif de la sélection mettant en œuvre les adaptations se retrouvent dans l'opposition entre explications de type fonctionnalistes et structuralistes (voir plus haut), formalisées notamment par G. Wagner (2014). Selon Gerhart & Kirschner (2007), les innovations sont canalisées par un fond génétique commun qui dirige le développement des organismes et leur physiologie.

Origine de la biosphère et de la complexité

Après la démonstration expérimentale par Louis Pasteur de l'impossibilité de la génération spontanée chez les microbes, les recherches sur l'origine de la vie ont connu une longue éclipse suivie par un intérêt renouvelé, souvent lié à la découverte de fossiles de plus en plus anciens. Pour mémoire, Pasteur commence ses expériences en 1859, année faste pour la biologie semble-t-il. Il fait bouillir un mélange organique dans des flacons avant de les sceller hermétiquement. Tous les microbes sont tués par la chaleur, le liquide est alors stérile. En cassant le col de quelques flacons, Pasteur permet l'entrée de bactéries qui se développent dans le mélange. Les flacons intacts sont toujours stériles aujourd'hui, par contre la matière organique des flacons ouverts est décomposée. À la lumière de ces résultats, Pasteur conclut que les bactéries ne naissent pas spontanément à partir de matière organique inerte.

Comment comprendre qu'une planète, formée il y a près de 4,6 milliards d'années soit maintenant (pour combien de temps encore) un monde verdoyant qui accueille plusieurs millions d'espèces ? Un thème souvent entendu et développé par l'école de « Chance et Nécessité » (Jacques Monod, 1971) réside dans l'affirmation que la vie terrestre résulte d'un événement singulier, une chance dont la venue et la répétition seraient très improbables. Nous verrons que des lois générales, issues de la physique et de la chimie, pourraient régir le fonctionnement de la **biosphère**, en particulier celles qui concernent la circulation de l'énergie et le métabolisme et qu'elles trouvent leur source dans des phénomènes actifs logés dans la **géosphère** (Kooijman, 2000 ; Smith & Morowitz, 2016).

La vie sur terre commence probablement il y a 3,8 à 4 milliards d'années (Ga), à la fin de la période la plus ancienne de l'histoire terrestre, connue sous le nom d'Hadéen (- 4,6 Ga à – 4 Ga), d'après Hadès, celui qui n'est pas vu. À part quelques maigres indications sur la composition de la planète, rien n'est connu de cette ère, les époques plus récentes n'ont rien gardé de son histoire. Les conditions sur la terre avant - 4 milliards d'années, trop chaudes, n'ont certainement pas permis l'apparition de la vie ni même de ses éléments constitutifs. D'après Knoll (2003), des microfossiles suggèrent que les

premières cellules apparaissent entre - 3,8 et – 3,5 Ga. Dodd et al. (2017) ont décrit de présumés microfossiles dans des roches datées d'au moins - 3,7 Ga et peut être de – 4,2 Ga selon ces auteurs. Ceci signifie que la vie s'établit très tôt sur une planète toujours jeune. Les organismes vivants changent l'aspect et la chimie de la planète, l'énergie et la matière issues de la géosphère s'organisent d'une façon nouvelle. Un des changements les plus radicaux, qui arrivera il y a 2,4 Ga environ, est l'apport massif d'oxygène dans l'atmosphère et les océans, ce qui entraîne des bouleversements du profil des éléments en solution dans les mers et une plus grande diversité des minéraux formés sur terre (Hazen et al., 2008). Mais cet événement est aussi appelé crise ou catastrophe de l'oxygène car il va éliminer la grande majorité des organismes présents à cette époque qui sont alors, pour la plupart, strictement **anaérobie** (ils ne peuvent vivre qu'en l'absence d'oxygène). L'oxygène est une substance toxique pour les êtres vivants sans les mécanismes moléculaires permettant d'éviter ses effets nuisibles, ceux dont disposent maintenant la plupart des représentants du monde vivant (vie **aérobie**). Au-delà de la connotation positive qu'elle renvoie, la grande oxydation marque le premier épisode d'extinction massive dans l'histoire de la biosphère (voir 9. 6. 2).

5. 1 « Des fondements simples, une complexité infinie »

Le monde vivant repose sur la synthèse de molécules organiques simples, équivalentes à des briques à partir desquelles toute la biomasse est dérivée. Cet assortiment compte curieusement peu d'éléments, en regard de la diversité qu'il génère, avec ~125 molécules servant à la construction d'autres composés plus complexes. Les modalités de la synthèse de ces nouveaux composés sont très conservées (Dagley & Nicholson, 1970). Les éléments fondateurs de la vie terrestre, à la fois peu nombreux et universels, constituent la plateforme sur laquelle se sont construites la complexité et les variations infinies des êtres vivants. La présence de systèmes vivants est sans doute une constante de la planète terre depuis leur première apparition il y a 4 à 3,8 milliards d'années. La stabilité de la vie sur terre et la présence des mêmes éléments au cœur du système sont un fait remarquable : si les premières formes vivantes sont réellement simples et ne mettent en jeu que des capacités métaboliques limitées, elles ne tardent pas à se diversifier. Les premières cellules connaissent des innovations majeures, des niveaux de plus en plus complexes s'organisent, avec l'affirmation de l'identité des espèces et leur agencement en communautés écologiques. En contraste frappant avec la stabilité des molécules simples qui les constituent, les systèmes complexes sont très diversifiés, soumis constamment aux flux qui les créent, les

transforment et les déciment.

L'observation de systèmes extraterrestres, y compris les météorites, lunes et autres planètes, n'a, jusqu'ici, montré que des signes douteux de ce que l'on pourrait appeler des traces de vie. Cette incertitude a été interprétée par Francis Crick (1981) et Jacques Monod (1971), parmi d'autres, comme une preuve de l'improbabilité de la vie sur terre, son apparition n'avait rien de nécessaire. Selon Crick, il s'agit d'un accident heureux ou même d'un quasi-miracle, ce que d'autres contestent clairement (e. g. Smith & Morowitz, 2016).

5. 1. 1 Géographie des origines, les interfaces sur la planète

La présence d'eau est primordiale pour la naissance et le maintien de la vie. D'ailleurs, une des définitions du monde vivant, certainement pas la plus attrayante mais peut être la plus généralement applicable s'énonce ainsi : « une chimie complexe du carbone en milieu aqueux. » Cependant, cette définition néglige un caractère essentiel du vivant, la faculté de se reproduire et d'évoluer vers des systèmes de plus en plus complexes.

Ici, la notion d'interface s'applique aux zones de contact entre les trois milieux traditionnels formant le globe terrestre, l'atmosphère (phase gazeuse), l'hydrosphère (phase liquide) et la lithosphère (phase solide ou liquide). Pourquoi les interfaces entre ces différents milieux sont-elles importantes ? Des déséquilibres existent entre ces zones. Par exemple, du carbone inclus dans le manteau terrestre peut être relâché dans l'atmosphère sous forme de dioxyde de carbone et de méthane par le volcanisme. L'interface lithosphère/hydrosphère est particulièrement intéressante. Avant les années 1970, les scientifiques pensaient que toutes les formes de vie sur terre dépendaient de la photosynthèse, donc de l'énergie solaire. La découverte des sources hydrothermales au fond des océans et de la faune associée par John Corliss et ses collaborateurs (Corliss et al., 1979) a révélé des organismes utilisant des sources d'énergie autres que le soleil. Au niveau de ces sources, de l'eau chaude, riche en éléments réducteurs, vient au contact de l'eau froide du fond des océans, plus ou moins dépourvue de ces éléments réducteurs. Des déséquilibres se créent et persistent, les réactions d'oxydo-réduction libèrent de l'énergie et l'eau des conduits hydrothermaux est aussi une source d'éléments chimiques très variés. Les cônes hydrothermaux ont été rapidement proposés comme un environnement propice à l'origine de la vie (Corliss et al., 1980). De nombreuses études sur le métabolisme microbien ont montré qu'il existait une énorme diversité de bactéries et d'archées subsistant grâce à l'énergie fournie par des processus géochimiques, lesquels reposent

sur des substances qui d'une part cèdent des électrons (**le réducteur**) et, d'autre part sur des substances acceptant ces électrons (**l'oxydant**), autrement dit sur des réactions d'oxydo-réduction. Le système Fer-Sulfure est souvent privilégié comme source d'énergie chimique dans ce milieu réducteur. La théorie des sources hydrothermales est loin d'être unanimement acceptée mais plusieurs observations l'étayent. Les branches les plus anciennes de l'arbre de la vie sont occupées par des micro-organismes réducteurs, thermophiles et anaérobie (sans oxygène). Selon Smith & Morowitz (2016), au sein du monde abiotique, la chimie qui règne à l'interface hydrosphère/lithosphère est celle qui évoque le plus la chimie des êtres vivants. Le couple Fer-Sulfure est souvent présent au cœur de nombreuses enzymes du métabolisme organique. Les intrusions hydrothermales dans la croûte terrestre nouvellement formée sont certainement parmi les systèmes chimiques les mieux conservés et les plus anciens sur la planète Terre (Reysenbach & Shock, 2002). Ainsi, Dodd et al. (2017) ont décrit de présumés microfossiles dans des formations sédimentaires anciennes du Québec (Canada). Ces roches, de nature ferrique, sont interprétées comme d'anciens précipités issus de sources hydrothermales profondes, elles sont datées d'au moins - 3,7 milliards d'années et peut être de – 4,2 milliards d'années. Les structures organiques ou présumées, comme telles, se présentent sous la forme de tubes et de filaments dont la morphologie et la chimie sont semblables à celles des micro-organismes trouvés dans les sources hydrothermales des océans actuels. Tous ces faits renforcent le scénario centré sur les sources hydrothermales profondes. Mais, redisons-le, d'autres milieux, comme des sources hydrothermales proches de la surface, des geysers ou des effluents volcaniques, sont aussi souvent proposés et appuyés par des arguments plausibles, avatars de la petite mare darwinienne.

5. 1. 2 Les expériences de Miller

Alors que Stanley Miller rédige sa thèse de chimie dans les années 1950, il assiste à une conférence donnée par Harold Urey, prix Nobel de chimie, sur la possibilité de formation de molécules organiques dans une atmosphère sans oxygène et riche en hydrogène, conditions supposées proches de celles des premiers temps de la Terre. Inspiré par les idées de Urey, Miller imagine une expérience permettant de tester ces propositions et il persuade Urey de le laisser travailler sur ce projet. Il conçoit un système clos contenant de l'hydrogène, du méthane, de l'ammoniac et de l'eau, avec un apport d'énergie sous la forme d'éclairs produits par des électrodes. Après une semaine, Miller et Urey observent la formation de composés organiques, des acides aminés, des sucres et des lipides. Pour la première fois, de façon convaincante et

vérifiable, une expérience montrait la possibilité de synthèse spontanée d'unités constitutives des biomolécules dans un milieu abiotique (Miller, 1953 ; Oró et al., 1990).

Cependant, les expériences de Miller n'ont pas échappé aux critiques, justifiées pour certaines d'entre elles : l'atmosphère primitive contenait sûrement moins d'hydrogène que ne le pensait Miller et ses capacités réductrices étaient certainement moins marquées, avec la présence de CO_2. Revues en tenant compte de ces nouvelles conditions, les expériences de Miller ont un rendement qui baisse considérablement. De plus, au cours de ces expériences, aucun mécanisme semblable aux cycles des premiers stades du métabolisme des êtres vivants n'a été enclenché. Mais d'autres essais ont suivi, admettant des conditions certainement plus proches de celles des milieux primitifs. Leurs résultats confirment la possibilité de la synthèse de molécules organiques à partir d'un substrat minéral et abiotique.

5. 1. 3 Fluides hydrothermaux

Parmi les éléments les plus abondants dans les systèmes hydrothermaux profonds, on trouve H_2, H_2 S, CO_2 et CH_4 (hydrogène, sulfure d'hydrogène, gaz carbonique et méthane), tous issus de l'altération des magmas. Le complexe fer-soufre, Fe-S dans sa forme ferreuse, est le composé réducteur le plus commun dans ces milieux. Dans ce contexte réducteur, la synthèse de la plupart des composés organiques carbonés (sucres, lipides, acides aminés) est dite **exergonique** : les réactions fournissent de l'énergie en se réalisant, de ce fait, elles surviennent spontanément sans apport d'énergie extérieure. Au contraire, la synthèse d'éléments carbonés à partir de CO_2 dans un milieu oxydant, i. e. celui qui est le nôtre à la surface de la terre, est **endergonique**, elle consomme de l'énergie qui doit être fournie par une source extérieure à la réaction, l'énergie lumineuse du soleil dans la nature actuelle. Les réactions **chémothrophiques** des sources hydrothermales et les formes de vie qui en dépendent (ex : archées) n'ont pas besoin de sources d'énergie extérieures, elles sont exergoniques. Lorsqu'une source d'énergie extérieure intervient, avec la photosynthèse par exemple, elle doit être couplée de façon complexe avec la réaction de synthèse endergonique. Les formes de vie nées dans les milieux chémothrophiques se réalisent de façon quasi spontanée, elles résultent directement des propriétés du milieu physique, le passage géosphère-biosphère découle des propriétés réductrices de la géosphère, les réactions exergoniques interviennent spontanément au niveau des fluides hydrothermaux. C'est ce que Smith & Morowitz (2016) appellent « passages de moindre résistance. »

Fer-Sulfure théorie. La fixation du carbone via la chimie du couple Fe – S est nettement favorisée près des sources hydrothermales profondes, du point de vue énergétique et thermique (températures proches de 100 °C). Voici quelques exemples de réactions liées à ce couple.

$FeS + H2S \rightarrow FeS2 + 2H + 2^{e}$ $\Delta G = -38$ Kj/mol.

$FeS + H2S + CO2 \rightarrow FeS2 + HCOOH$ $\Delta G = -160$ Kj/mol.

Ces réactions sont dites exergoniques (valeurs d'après Wächtershäuser, 1990), elles permettent la formation de composés organiques carbonés et délivrent de l'énergie. (avec 2e : 2 électrons ; HCOOH : composé carboné ; ΔG mesure la quantité d'énergie libérée par la réaction, elle est négative car cette énergie est en grande partie perdue, autrement dit, il y a augmentation de l'entropie).

Les bases du métabolisme. Les réactions de synthèse organique, évidemment très diverses, s'organisent autour d'un noyau commun. Les molécules de ce noyau comprennent un groupe de petits métabolites qui représentent les éléments constitutifs des macromolécules. Le cycle de l'acide citrique (ou cycle de Krebs) tient un rôle central dans le métabolisme (Smith & Morowitz, 2004), il met en jeu onze acides carboxyliques parmi lesquels trois sont les précurseurs de tous les acides aminés ; le pyruvate est le précurseur des sucres et l'acétate est le précurseur des acides gras. En réalité cinq composants du cycle, acétate, pyruvate, oxaloacétate, succinate and α-cetoglutarate sont les précurseurs universels de toute la biosynthèse. On retrouve ce cycle dans tous les organismes, dans sa forme oxydative ou cycle de Krebs (tourne comme les aiguilles d'une montre), fondamental dans le métabolisme énergétique des **hétérotrophes** ou dans sa forme réductrice (sens inverse des aiguilles), utilisée pour la fixation du carbone.

L'universalité de ce cycle et de ses composants dans le monde vivant suggère nettement qu'il est apparu très tôt au moment de l'émergence de la biosphère. La principale question qui se pose alors, selon Smith & Morowitz (2016) peut être énoncée ainsi : pour quelle raison ce cycle a-t-il été sélectionné de façon exclusive alors que les premières manifestations de la géochimie et de la biochimie empruntaient certainement des modalités très diverses ?

5. 1. 4 L'énergie : entropie et biosphère

Rôle de l'énergie. Dans tout système, la conservation de l'énergie est une règle fondamentale de la thermodynamique : si un supplément d'énergie est

accordé à l'un des sous-systèmes, cela implique une perte équivalente d'énergie dans un autre sous-système. Cette règle simple peut certainement expliquer, au moins en partie, l'ubiquité des trade-offs en biologie. Cependant, la conservation de l'énergie n'impose pas une direction aux phénomènes thermodynamiques. C'est l'**entropie** qui le fait. Parmi toutes les configurations possibles dans un système, l'entropie conduit ce système vers celui qui, en moyenne, présente le nombre le plus grand de « micro-configurations ». Dit autrement, le système évolue vers le désordre (son entropie augmente), l'énergie est dissipée sous forme de chaleur. Clausius (1865) formalise ces règles dans les deux premières lois de la thermodynamique : 1 – La quantité d'énergie dans l'univers est constante. 2 – L'entropie de l'univers tend vers un maximum. Ainsi le deuxième principe de la thermodynamique affirme qu'un système isolé évolue spontanément vers la maximisation de son entropie, il sera de plus en plus désordonné jusqu'à atteindre un équilibre thermodynamique.

De nombreux auteurs, parmi lesquels Spencer (dans une lettre datée de 1858), soulignent l'incompatibilité entre la deuxième loi de la thermodynamique et l'émergence de la vie. La thermodynamique assure que la matière tend vers le désordre (augmentation de l'entropie) alors que la biosphère, non seulement s'organise à partir de la géosphère mais se complexifie au cours de l'histoire de la terre. Ce conflit a été discuté durant plus de 150 ans, il l'est toujours. Les organismes vivants n'échappent pas aux lois de la thermodynamique car ils ne sont pas des systèmes isolés. Le monde vivant est complexe, il communique avec d'autres systèmes et dépend d'une conjugaison de forces et de courants qui maintiennent les entités biologiques loin de l'équilibre thermodynamique. Boltzmann (1905) enregistre ce principe et réalise que la biosphère dépend de la dissipation d'énergie, sous forme de potentiels chimiques ou autres. Prigogine (1967) développe ces idées, particulièrement celles concernant les structures de dissipation de l'énergie : si un système évolue sous un potentiel imposé de l'extérieur (ici un potentiel chimique), des sous-systèmes peuvent se structurer spontanément (l'entropie diminue i. e. des structures complexes apparaissent) mais le potentiel chimique imposé diminue dans le même temps et l'entropie globale du système augmente.

La parabole du réfrigérateur. Cet exemple, disons didactique, est emprunté à Smith & Morowitz, 2016 : 508. Les réfrigérateurs consomment de l'énergie pour pomper la chaleur des compartiments internes et l'amener à l'extérieur. Localement, le réfrigérateur décroît son entropie interne, il devient plus froid, les aliments sont conservés mais l'entropie du milieu extérieur augmente. Si le réfrigérateur n'est pas branché (source d'énergie extérieure absente), le

système revient vers les conditions initiales, i. e. l'augmentation de l'entropie et les aliments s'abîment. Le réfrigérateur reçoit son énergie d'un moteur qui produit de l'entropie dans l'environnement. L'ensemble réfrigérateur/moteur induit une baisse locale de l'entropie dans le réfrigérateur en refroidissant les aliments et il est amené à ce résultat par la production irréversible d'entropie par le moteur. Cet exemple relève de machines thermiques utilisant des différences de températures mais des processus équivalents agissent sous l'effet de potentiels chimiques. Localement, une entropie faible est conservée mais au prix d'une dissipation de l'énergie dans l'environnement, accroissant l'entropie de ce dernier. La réponse à la question posée plus haut, concernant l'universalité des premières étapes du métabolisme peut donc s'articuler de cette façon.

1. La relaxation de l'énergie (augmentation de l'entropie) ou sa conversion en chaleur est favorisée, si des canaux existent pour cela.

2. La synthèse de molécules organiques à partir de CO_2 dans un environnement réducteur est exergonique (libérant de l'énergie), elle fournit donc les canaux évoqués ci-dessus vers l'augmentation de l'entropie. De ce fait, le métabolisme réducteur intervient spontanément.

3. Le déséquilibre thermodynamique qui existe près des sources hydrothermales doit être dissipé comme cela est imposé par la loi d'augmentation de l'entropie. La biosphère offre des solutions pour la relaxation de cette énergie, via le métabolisme et les mécanismes oxydo-réducteurs. Le cycle de l'acide citrique (voir plus haut) ouvre une voie permettant la dissipation de l'énergie, il est universel et invariant dans la biosphère car, d'après Smith & Morowitz (2016), cette voie maximise la relaxation du déséquilibre énergétique, autrement dit la biosphère emprunte les passages de moindre résistance. Dans cette perspective, l'avènement de la biosphère est non seulement un événement possible mais nécessaire à la dissipation des déséquilibres énergétiques du monde abiotique. Il est clair que cette vision est aux antipodes de celle de Monod et de Crick (voir plus haut) pour qui la vie est un accident improbable, proche du miraculeux.

5. 2 « Naissance de l'individu »

5. 2. 1 RNA world, RNA first

En manière de bref rappel, les chaînes d'ADN et d'ARN supportent l'information (le code génétique) nécessaire à l'organisation des êtres vivants, à leur stabilité, leur entretien et leur reproduction. Au sens large, cette information établit la correspondance entre le génotype et le phénotype d'un organisme. Quatre bases azotées sont impliquées dans le code génétique porté

par l'ADN : Adénine (A), Guanine (G), Thymine (T) et Cytosine (C), quatre aussi dans l'ARN mais avec une variante, la Thymine est remplacée par l'Uracile (U). Chez les Eucaryotes, lors de l'expression des protéines à partir du génome, des segments d'ADN sont transcrits en ARN messager. Dans les ribosomes, les ARN messagers sont traduits pour produire des protéines. Pour de plus amples explications, les lecteurs éventuels peuvent reprendre leurs cours de biologie du secondaire ou consulter Wikipédia (voir aussi chapitre 6). Tout effort pour comprendre l'origine de la vie doit tenir compte des capacités uniques de l'ARN et de sa place centrale dans les structures et les fonctions des organismes. Quel rôle les propriétés de l'ARN ont-elles joué lors de l'émergence de la vie ? Comment les fonctions connues actuellement pour l'ARN ont-elles pu intervenir dans les premiers pas de la biosphère ? Les réponses à ces problèmes ont d'importantes implications, comme de savoir si l'ARN est le créateur de l'organosynthèse ou s'il en est l'héritier et dans quelles conditions les mécanismes de l'évolution darwinienne se sont mis en place ?

Les recherches sur l'origine de la vie ont réellement changé de dimension après la découverte des fonctions de **catalyse** de l'ARN par T. Cech (Kruger et al., 1982) et S. Altman (Guerrier-Takada et al., 1983). Si l'ARN peut catalyser (en d'autres termes faciliter) des réactions biochimiques tout en étant le support de l'information et de l'hérédité, cela semble régler les problèmes liés, d'une part au développement de la biosynthèse et, de l'autre, à la conservation et à la propagation des structures produites (l'information). À la suite de ces découvertes, W. Gilbert (1986) propose que la biosphère soit passée par l'étape du « monde de l'ARN ». Selon Smith & Morowitz (2016), le monde de l'ARN coupe le nœud Gordien qui résulte de l'interdépendance des protéines et des acides nucléiques dans les processus de régulation du génome, de transmission de l'information qu'il porte et de la fidélité de la biosynthèse en général. Toute théorie portant sur les débuts de la vie doit inclure les mécanismes qui confèrent la stabilité à l'architecture des premiers systèmes biologiques et c'est ce qu'apporte le monde de l'ARN. En résumé, le paradigme du monde de l'ARN dérive des deux fonctions de l'ARN, information et catalyse des réactions donnant naissance aux protéines, avec l'improbable réunion des deux dans la même molécule. Il existe de nombreuses références qui montrent l'implication de l'ARN dans les premiers stades de la vie et font le point sur l'état des données expérimentales (e. g. Fry, 2000 ; Shopf, 2002, Deamer & Szostak, 2011). Une objection récurrente à l'intervention précoce de l'ARN dans les premiers stades de la vie vient des difficultés liées à sa biosynthèse, un problème épineux selon Orgel, 2004. Toutefois, les recherches récentes sur cette synthèse établissent qu'elle est

possible à partir de la géosphère, dans des conditions particulières mais pas vraiment improbables au sein de l'environnement terrestre primitif.

RNA-first ? Les capacités de réplication et de catalyse de l'ARN conditionnent l'existence de la biosynthèse, en remplacement de la « soupe » prébiotique. Mais selon certains auteurs, il n'existerait pas de continuité entre la biosynthèse et la chimie de la géosphère qui a produit les composés de la vie organique. Des oppositions à la vision RNA-first existent, par exemple Smith & Morowitz, 2016 soutiennent que le métabolisme engendré par la géosphère a jeté les bases de la biosynthèse (métabolisme first). La théorie RNA-first stipule que seules des biomolécules capables de se répliquer et d'être soumises à la sélection naturelle ont contribué à la naissance des systèmes biochimiques et imposé la structure des cycles métaboliques du vivant. Dans ce sens, l'organisation biologique ne peut se comprendre qu'en présence d'un contrôle de nature génétique. Au contraire, les tenants de la théorie du « métabolisme first » admettent que les métabolites des premiers stades de la vie sont déjà porteurs d'un ordre qui impose des contraintes aux stades suivants.

L'hypothèse RNA first est contenue dans le dogme central de la biologie moléculaire, tel qu'exprimé par Francis Crick (1970) : une biomolécule fonctionnant comme un gène doit fournir une unité de réplication située entre les contraintes sélectives de l'environnement et la construction du phénotype qui est adapté à ces contraintes grâce à la sélection naturelle. Disons-le, très nettement les esprits penchent pour la théorie RNA first surtout depuis que les conditions de la synthèse de l'ARN s'éclaircissent. Pourtant, des observations amènent à penser que la position « métabolisme first » n'est pas entièrement dénuée de fondements et qu'elle a laissé des traces fortes dans la biosphère. Mais quelles sont-elles ? Les contraintes énergétiques imposées par la géosphère peuvent être de celles-là. L'apparition des premières biomolécules suit un « passage de moindre résistance » dicté par les lois de la thermodynamique et non par la sélection naturelle. Le fait que le cycle du citrate (ou cycle de Krebs), à la base de toutes les voies du métabolisme, présente à la fois un circuit exergonique et endergonique montre qu'il peut lui aussi résulter de contraintes imposées par la dissipation de l'énergie. Ce cycle est présent, inchangé dans tous les étages de la biosphère, indication qu'il obéit certainement à des lois physiques s'exerçant dès l'origine de la biosphère.

5. 2. 2 Émergence de l'individualité et sélection Darwinienne

En principe la sélection darwinienne ne peut se concevoir sans

l'émergence de formes de vie organisées et indépendantes, d'individus peut-on dire. Il suffit de se rappeler les conditions définies pour que la sélection naturelle intervienne selon Lewontin, 1970 (voir 3. 2. 1), la première d'entre elles est très claire à ce sujet : « Une unité de sélection capable d'exprimer des caractères, de les maintenir durant leur existence et capable de les répliquer pour produire une autre génération des mêmes unités. » Ainsi l'unité de sélection, l'individu est membre d'une population et participe à la production d'une autre génération. Ses caractères et ses composants se maintiennent, plus ou moins modifiés, dans sa filiation. Cette continuité distingue les individus d'une structure faite de composants réunis au hasard et sans destinée commune, l'évolution commence véritablement avec l'individualité (Friedich, 1989).

L'émergence de l'individu est centrale pour l'avenir de l'évolution mais le problème de la stabilisation de l'individualité se présente immédiatement. Un système d'information (les acides nucléiques) est nécessaire pour maintenir les structures qui vont évoluer vers des formes plus stables suivant une dynamique darwinienne. Cependant, l'existence de formes inchangées du métabolisme, héritées des premières biomolécules, doit contribuer elle aussi à la stabilité des individus, ceci à travers les changements imposés par la sélection et l'adaptation. Il n'est pas non plus inutile de rappeler que les lois physiques de conservation de la masse et de l'énergie sont parmi les seules lois « dures » disponibles en biologie (von Bertalanffy, 1957).

LUCA, le dernier ancêtre commun. Il s'agit de l'organisme le plus récent dont sont issues toutes les espèces qui vivent actuellement sur terre. L'idée que toute vie sur terre trouve son origine dans un ancêtre commun, unissant toutes les formes de vie, bactéries, champignons, plantes, animaux, virus et archées, se matérialise dans le concept de LUCA (Last Universal Common Ancestor en anglais ou dernier ancêtre commun universel). Pour autant, ce n'est certainement pas le premier individu du monde vivant. LUCA a été précédé par d'autres formes de vie et a certainement voisiné avec certaines d'entre elles qui se seraient éteintes sans descendance. Que pouvons-nous savoir de LUCA ? La vie primordiale a laissé peu de fossiles et, pour ceux qui existent, il n'y a aucune certitude qu'ils appartiennent à cet ancêtre commun. Si LUCA est bien ce qu'il est, il en résulte que son génotype comporte des gènes qui sont communs à toutes les divisions du vivant, **procaryotes** et **eucaryotes**. Les chercheurs repèrent alors dans la nature actuelle les gènes communs à tous les taxons et à eux seuls, admettant qu'ils étaient déjà réunis chez LUCA. À partir de ce génotype, il est alors possible de reconstituer, au moins en partie, le phénotype de LUCA. Mais les complications ne manquent pas, par exemple des gènes peuvent être perdus au cours de l'évolution. Voici

un exemple : la reverse gyrase est un gène qui se trouve chez les organismes thermophiles (adaptés à la chaleur). La protéine qu'il produit est impliquée dans le maintien de la stabilité du génome soumis à des températures élevées. La reverse gyrase est présente chez tous les organismes thermophiles, elle est absente dans certains organismes mais sa présence dans toutes les branches de l'arbre du vivant assure qu'elle est héritée d'un ancêtre qui s'accommodait des hautes températures. Ainsi, l'ensemble de ces analyses, établies dans le cadre de la phylogénie du vivant, montre que LUCA fréquentait des milieux chauds, probablement des sources hydrothermales profondes (Brochier-Armanet C. & Forterre P., 2006).

Le transfert de gènes entre des lignées, proches ou éloignées n'est pas rare, surtout chez les procaryotes. De nombreux exemples sont connus, pouvant même impliquer des voies métaboliques complètes (Bushman F., 2002 ; Monier et al., 2009). L'importance du transfert latéral de gènes (ou horizontal) ne doit pas être sous-estimée et les possibilités génétiques qu'il offre sont nombreuses, notamment la création d'innovations évolutives avec l'acquisition de fonctions entièrement nouvelles, venues d'autres organismes. La **symbiose** entre deux organismes est aussi un moyen d'acquérir de nouvelles fonctions, elle peut favoriser l'échange de gènes entre les partenaires. Un cas intéressant de symbiose est celui dans lequel les deux membres sont capables d'effectuer des synthèses organiques qui seraient impossibles prises isolément. Des exemples impliquent des bactéries produisant de l'hydrogène en tant que déchet, associées à des archées qui utilisent cet hydrogène pour leur métabolisme. Les deux organismes bénéficient de l'association, les archées utilisent l'hydrogène pour synthétiser des composants carbonés, les bactéries sont débarrassées d'un déchet dont l'accumulation ralentirait leur métabolisme (Smith, 1989).

L'arrangement du génome de LUCA et donc son phénotype résultent probablement de nombreux transferts ou même de symbioses entre différentes formes de vie (Woese, 2002). Dans cette perspective, que penser du statut de LUCA comme dernier ancêtre commun universel ? Les transferts de gènes, en quelque sorte, créent des organismes chimériques (leur génome est fait de différentes parties ayant une histoire évolutive différente). L'exemple des organites présents dans les cellules eucaryotes, mitochondries et chloroplastes, est clair : ce sont d'anciens organismes bactériens libres devenus des endosymbiotes de la cellule eucaryote. Plusieurs de leurs gènes ont été transférés dans le génome nucléaire de leur hôte. Il en résulte que l'arbre du vivant ne se résume pas à des divisions hiérarchisées, dont les branches, quand elles se séparent, restent séparées une fois pour toutes. Des branches peuvent se rejoindre et échanger des gènes ou même des composants du

phénotype, l'évolution est alors représentée par un réseau réticulé (Bapteste et al., 2009). C'est au regard de cette interconnectivité que Woese (1998) écrit qu'aucun organisme, dans sa conception individuelle, ne peut être considéré comme l'incarnation de LUCA. L'héritage génétique des lignées modernes dérive d'un mécanisme général de transferts horizontaux de gènes entre des organismes très différents. Ainsi, une sorte de génome collectif pourrait prendre la place de LUCA, hypothèse d'autant plus plausible que les transferts horizontaux restent certainement un facteur majeur dans l'évolution de la complexité.

5. 3 « Évolution et complexité »

Ce sujet est évidemment capital pour comprendre l'évolution biologique, en fait il inclut (ou subsume) la notion d'évolution, non pas en la focalisant vers des faits précis et uniques (comme l'évolution des pinsons de Darwin par exemple) mais avec le projet d'examiner la trajectoire de la vie sur terre, de ses changements au cours des temps géologiques, les travaux de Maynard Smith & Szathmary (1995) étant la référence obligée sur ce thème. Les interrogations sont nombreuses, elles couvrent tous les segments abordés par l'évolution, de la génétique à la paléontologie. Mais un problème initial se présente, conditionnant tout le reste : comment définir la complexité, y a-t-il vraiment une complexification des organismes au cours du temps et cette tendance a-t-elle un sens en biologie ? Avant d'aborder ces questions, nous allons présenter quelques étapes importantes de l'évolution de la biosphère dans son contexte géologique, avec pour point de départ l'ARN world et nous terminerons avec le début de l'éon Phanérozoïque (l'éon actuel) qui voit l'apparition soudaine (mesurée à l'aune des temps géologiques) des principaux plans d'organisation animale (explosion cambrienne), y compris les vertébrés (voir références in Barton et al., 2007 ; Cockell, 2007 ; Boenigk et al., 2015).

5. 3. 1 La complexité en quelques étapes

Limite Hadéen – Archéen (– 4 milliards d'années ou – 4 Ga). Formation des premières molécules prébiotiques : l'Hadéen est la première période (éon) de l'histoire terrestre qui commence vers - 4,6 Ga. Durant l'Hadéen, les plaques tectoniques commencent à se différencier, les océans recouvrent l'ensemble de la croûte terrestre et les premiers blocs continentaux ont pu se former à la fin de la période. Les témoignages qui nous restent de cette époque sont extrêmement rares (gneiss du Canada ou cristaux de zircon), toutes les

formations de l'Hadéen ayant été remaniées à plusieurs reprises. Les premières molécules prébiotiques se seraient formées dès la fin de l'Hadéen près de sources hydrothermales profondes déjà mises en place. De présumés micro-organismes sont datés de - 3,7 Ga voire de – 4,2 Ga d'après Dodd et al. (2017).

Archéen (– 4 Ga, - 2,5 Ga). ARN world (- 3,8 Ga). Premières molécules d'ADN, l'information passe de l'ARN à l'ADN (- 3,6 Ga). Origine de LUCA, le dernier ancêtre commun ; plus anciens stromatolites, la photosynthèse se développe (- 3,5 Ga). Les premiers **eucaryotes** se manifestent probablement à la fin de la période (- 2,7 Ga, -1,9 Ga). Durant l'Archéen, les croûtes continentales s'accroissent, l'atmosphère ne contient pas encore d'oxygène et des conditions réductrices prévalent toujours, bien que la fin de l'Archéen soit marquée par une oxygénation majeure du milieu, due à l'importance croissante de la photosynthèse (voir Grande Oxydation, 9. 6. 2).

Protérozoïque (- 2,5 Ga, – 541 millions d'années, Ma). Apparition des métazoaires – 650 Ma. Durant le Protérozoïque, l'atmosphère contient de l'oxygène ce qui entraîne d'importants changements dans l'environnement. Simultanément, les quantités de deux gaz à effet de serre, le méthane et le dioxyde de carbone diminuent, provoquant une série de sévères glaciations, la première au début du Protérozoïque, connue sous le nom de Huronien (- 2,4 Ga - 2,1 Ga). Deux autres épisodes glaciaires (Cryogénien) suivront à la fin de la période (– 720 Ma – 635 Ma), donnant naissance à la théorie de « la terre boule de neige » qui implique que les glaciers couvraient l'ensemble du globe terrestre à cette époque. Postulat largement contesté actuellement, l'emprise des glaciers n'incluant certainement pas les océans tropicaux. Les premiers eucaryotes sont signalés au début du Protérozoïque (- 2,4 Ga), ils prospèrent plus tard, à partir de - 1,8 Ga. La taille des cellules s'accroît avec la naissance des premiers eucaryotes pluricellulaires qui se diversifient à la fin du Protérozoïque, notamment durant l'Édiacarien. Cette période voit l'arrivée de formes de grande taille, les **métazoaires** (faune d'Ediacara – 600 Ma – 550 Ma).

Phanérozoïque (- 540 Ma, actuel). Radiation cambrienne (– 540 Ma, – 490 Ma). Les écosystèmes s'organisent et se complexifient, des métazoaires de grande taille apparaissent. Les nombreux fossiles retrouvés attestent de la présence de pratiquement tous les plans d'organisation connus dans la nature actuelle (e. g. annélides, arthropodes, échinodermes, mollusques et précurseurs des vertébrés).

Formes initiales	Formes complexes

Réplication de molécules	Populations de molécules dans des compartiments
Unités de réplication séparées	Chromosomes
ARN	ADN
Procaryotes isolés	Procaryotes complexes (symbiose de plusieurs unités)
Procaryotes complexes	Eucaryotes (présence noyau cellulaire)
Reproduction asexuée	Reproduction sexuée
Cellules isolées	Colonies cellulaires différentiées, Métazoaires plantes, animaux, champignons
Individus	Groupes sociaux, échanges d'informations

Tableau des transitions majeures durant l'évolution
(inspiré de Maynard Smith & Szathmary, 1995)

L'évolution témoigne-t-elle d'une augmentation de la complexité, voire comme cela a souvent été affirmé, vers un progrès dont chacun devine quel peut être le couronnement. Si l'on veut examiner les tendances dans l'évolution de la diversité, il faut en premier lieu définir la complexité biologique. Comment dire d'un organisme qu'il est plus complexe qu'un autre ? Les réponses ne sont pas évidentes et font l'objet de nombreux débats que nous n'aborderons pas. Une mesure simple est souvent employée, le nombre de cellules différentes présentes dans un organisme. C'est celle que nous adoptons ici et elle montre que la complexité morphologique augmente chez les métazoaires (Valentine et al., 1994). D'autres outils d'évaluation ont été proposés, comme la taille du génome, ils n'ont guère convaincu (Cavalier-Smith, 1985). Curieusement, si l'on suit cette dimension, les poissons pulmonés et certaines plantes à fleurs sont 40 fois plus complexes qu'un humain. Cependant, voir Lynch (2007), pour une interprétation différente. Il estime qu'il y a bien une augmentation de la taille du génome avec la complexité. Selon lui, les détracteurs de cette opinion ont certainement tenu compte des extrêmes de la distribution des tailles du génome plutôt que des tendances centrales.

5. 3. 2 From it not above it (faillite du progrès évolutif)

Cette formule due à Gould, 1996, exprime le rejet de toute idée de

hiérarchie dans l'ordre du vivant : l'homme au sommet, les autres organismes derrière. Pourtant la notion de progrès à la vie dure, entretenue pour des raisons religieuses certainement mais aussi parce qu'elle se prête à de nombreuses interprétations. Si l'on juge le progrès des métazoaires sur leurs capacités cognitives, ou bien sur les connexions établies par le système nerveux il est certainement possible de parler de progrès et l'homme se trouve au sommet de l'échelle (bien que les capacités de nombreux animaux, y compris les invertébrés, soient souvent méconnues voir Laland, 2022 par exemple). Tournons-nous maintenant vers la biodiversité et l'équilibre de la biosphère et c'est ce qui importe ici. L'homme est responsable de l'une des pires catastrophes dans la vie terrestre et elle ne fait que commencer. Peut-on encore parler de progrès ?

La sélection naturelle entretient aussi une certaine ambivalence avec la notion de progrès, tout comme Darwin d'ailleurs. De nombreuses études en biologie évolutive portent sur l'optimisation (voir fitness et adaptation) et sa représentation graphique, le pic de fitness. Maynard Smith est d'ailleurs très conscient de la difficulté quand il écrit « il n'y a pas de raison de penser que l'évolution par la sélection naturelle mène à un accroissement de la complexité, si cela est ce que l'on désigne par progrès. La théorie suggère que les organismes deviennent meilleurs ou au moins égaux à eux-mêmes. Un accroissement de la fitness "immédiate", i. e., le nombre de descendants, peut être obtenu en perdant ses yeux ou ses membres comme en les gagnant » (Maynard Smith & Szathmary, 1995). Cela est fort probable, mais la définition des deux mots, optimisation et progrès, ne simplifie pas la question. Optimisation : faire mieux ; Progrès : changement d'état qui consiste en un passage à un degré supérieur (ce sont des définitions parmi d'autres mais toutes ont la même tonalité). Les deux notions impliquent l'idée d'un changement vers un état amélioré.

Revenons au théorème de Fisher (1930), dans l'interprétation qu'en donnent Maynard Smith & Szathmary qui, selon eux, garantit un accroissement de la fitness : le théorème soutient que l'accroissement de la fitness d'une population est égal à la variance génétique en fitness. Puisque la variance ne peut pas être négative, le théorème prédit que la fitness ne peut qu'augmenter. Ainsi, la fitness donne une direction à l'évolution, vers une amélioration constante des états antérieurs. Mais ces conceptions peuvent être discutées. La variance ne peut pas être négative, c'est un fait mais elle peut être proche de zéro ou même nulle dans le cas où toute la population exprime des allèles favorables et fixés, pour lesquels il n'y a alors plus de variance (pic de fitness). Mais il y a plus grave comme objection : la version intégrale du théorème de Fisher s'énonce de cette façon : le taux d'accroissement de la

fitness moyenne d'un organisme à tout moment est égal au total de sa variance génétique en fitness *divisée par sa moyenne à ce moment*. Ce théorème fait effectivement appel à la variance en fitness mais avec cette nuance : divisée par sa moyenne à ce moment. La difficulté pour estimer la fitness moyenne d'une population est connue. Les écologistes utilisent des données issues de l'étude des populations, la fitness d'une population qui s'accroît est jugée positive, celle d'une population en déclin ou même en voie d'extinction sera inférieure à la première, voire proche de zéro. Ici, une notion liée à la fitness sera utile, le coefficient de sélection : il s'agit de la différence en fitness d'un phénotype en relation avec un phénotype standard de fitness marqué 1. Dans le cas où le phénotype standard diminue dans la population et où un nouveau phénotype peut être à son tour qualifié de standard, la fitness de l'ancien phénotype diminue. Pour une population en déclin, la fitness décroît et sort des conditions dictées par le théorème de Fisher qui ne s'adresse qu'à « l'accroissement de la fitness ». Il n'est alors plus question d'une direction, d'un axe fléché guidant l'évolution. Elle peut emprunter un axe dans un sens puis dans le sens inverse. Non seulement le sens mais les directions des axes changent selon l'expression des trade-offs concernés. Ces variations de la fitness sont impliquées dans une variante de la sélection naturelle, la **sélection fluctuante**, étudiée notamment par Bell (2010), voir 10. 5. 3.

Darwin a souvent affirmé que la sélection naturelle n'impliquait aucune idée de progrès mais une citation tirée de son livre, l'origine des espèces, montre toute l'ambiguïté qu'il entretient avec ce concept : « Les formes les plus récentes doivent, en accord avec ma théorie, être supérieures aux formes anciennes car chaque espèce est formée en ayant des avantages dans la lutte pour la vie sur les formes qui la précèdent. » Pour être juste, il existe d'autres pages dans l'origine des espèces où Darwin réfute absolument toute idée de progrès liée à la sélection naturelle.

5. 3. 3 Évolution du code génétique

Les principales étapes de l'évolution du code génétique sont résumées ici.

– Apparition de la molécule d'ARN. Voir section ARN first – L'ADN remplace l'ARN : l'ADN est le centre d'information chez la majorité des organismes actuels et de tous les organismes complexes. Plusieurs raisons peuvent expliquer le remplacement de l'ARN dans ce rôle. La moindre réactivité de l'ADN en fait une molécule plus stable que l'ARN et la stabilité des systèmes biologiques est une condition nécessaire à l'émergence de la complexité. De plus, l'ADN a pu libérer l'ARN d'une partie de ses fonctions, lui permettant de se spécialiser dans le transfert de l'information de l'ADN

vers les protéines structurelles.

– Les **chromosomes** (molécule d'ADN portant des gènes liés entre eux) remplacent les simples brins de nucléotides : durant l'évolution des protocellules, les gènes non liés ont certainement donné naissance à des gènes liés entre eux, formant des chromosomes. Quel(s) avantage(s) sélectif(s) peuvent expliquer cette transition ? Dans un premier temps, Maynard Smith & Szathmary soulignent que les chromosomes portent un désavantage sélectif car il faut plus de temps à un chromosome pour se répliquer qu'il n'en faut à un gène isolé. Pourtant, ils affirment que les chromosomes peuvent remplacer, de manière compétitive, les gènes isolés. Soit A et B, deux gènes isolés mais complémentaires et un chromosome AB réunissant les deux gènes. Au cours de la réplication, les gènes A et B, s'ils sont liés dans un chromosome, se trouveront toujours ensemble dans la cellule fille, leur effet **synergétique** est préservé. Il n'en va pas de même pour des gènes isolés, A ou B peuvent se trouver seuls dans la nouvelle cellule, l'effet synergétique est perdu. Mais la réunion ou la séparation de deux gènes ou de groupes de gènes n'a pas forcément des effets positifs dans le premier cas et négatifs dans le second. Par exemple, si A se trouve associé à C dans une nouvelle cellule, cette association peut avoir des conséquences aussi bien positives que négatives, le plus probable étant qu'elles soient neutres. Plus généralement, les mêmes réflexions s'appliquent aux recombinaisons génétiques observées lors de la méiose (voir 7. 3).

5. 3. 4 Les premières cellules et la cellule eucaryote

Wächtershäuser (1988) suggère que les premières étapes de l'évolution chimique se déroulent sur des surfaces auxquelles se lient les nouveaux composés chimiques. Plusieurs avantages découlent des liens avec une surface, par exemple si une réaction enzymatique requiert la réunion de trois molécules, cette réunion est très improbable dans une solution, elle l'est moins sur une surface. Les sources hydrothermales profondes fournissent non seulement de l'énergie et des composés chimiques réducteurs mais aussi des surfaces minérales, avec de l'argile et de la pyrite, le tout formant un environnement dans lequel des biomolécules sont synthétisées. De plus, ces surfaces peuvent présenter des micropores dans lesquels un milieu favorable aux réactions biochimiques s'individualise (Lane & Martin, 2012).

L'étape suivante fait intervenir la génération de membranes, d'origine lipidique, qui isolent un milieu intérieur que l'on peut assimiler à une protocellule. Les premières cellules procaryotes pourraient apparaître avec LUCA ~ (- 3,5 Ga). Plus tard, leurs fossiles, très rares, montrent une certaine

diversification morphologique, avec des formes filamenteuses et sphéroïdales qui participent à la construction des **stromatolites**. William Schopf (1993) décrit des microfossiles dans des **cherts** australiens, datés du début de l'Archéen (- 3,4 Ga). Identifiés initialement comme des cyanophycées, des doutes sont apparus à propos de cette détermination mais il reste que ces fossiles sont des procaryotes, certainement des bactéries filamenteuses proches morphologiquement de formes actuelles (voir aussi Dodd et al., 2017). Sheridan et al., 2003, publient les résultats d'une datation moléculaire, fondée sur des ARN et calibrée sur l'apparition des cyanophycées (- 2,6 Ga). Selon cette méthode, la séparation entre bactéries et archées s'établit à - 4,2 Ga, pouvant correspondre à l'apparition de LUCA. Mais cette reconstruction se heurte à une difficulté récurrente, le taux de mutation présumé constant dans le temps.

Émergence des eucaryotes (- 2,5 Ga, - 1,9 Ga). Les eucaryotes sont souvent définis par opposition aux procaryotes. La cellule eucaryote possède beaucoup plus d'ADN que celle des procaryotes (plusieurs ordres de magnitude en plus) et cette information est confinée, au moins pour ce qui relève de l'ADN, dans un noyau. À la différence de la membrane rigide des procaryotes, celle des eucaryotes est flexible, sa forme peut changer et capturer des objets extérieurs. Ces attributs ont permis la diversification des eucaryotes et la différenciation de nombreuses formes cellulaires.

Passage du stade haploïde au stade diploïde des chromosomes. La multiplication de la quantité d'ADN n'est pas sans poser de problèmes (une bactérie typique peut renfermer 4 millions de paires de bases dans son ADN alors qu'un humain en possède 3,5 milliards). Le nombre de mutations augmente, en dépit des mécanismes de réparation. Une solution à ce problème correspond à un doublement de chaque chromosome, processus appelé **diploïdie**. Chaque chromosome possède alors un partenaire homologue, si un gène d'un chromosome subit une mutation défavorable, son effet est annulé par le gène correspondant situé sur le chromosome homologue qui lui n'a pas connu de mutation. De plus, la présence de ces deux exemplaires permet de corriger des erreurs survenues sur l'ADN de l'un des chromosomes grâce à son homologue qui fournit une copie exacte.

Chez les eucaryotes, l'information génétique se trouve dans le noyau cellulaire. L'apparition du noyau cellulaire correspond à un confinement de l'ADN dans un milieu distinct du cytoplasme. Celui-ci est séparé du milieu extérieur mais de nombreux échanges avec l'environnement se produisent, ne serait-ce que pour se procurer de l'énergie chez les hétérotrophes. L'isolement de l'ADN dans le noyau ne peut que correspondre à une protection contre des modifications éventuelles, causées par des entrants venus du milieu extérieur,

comme des substances mutagènes ou des transferts génétiques. La membrane nucléaire limite l'incidence des transferts horizontaux de gènes entre espèces. Cette hypothèse s'inscrit dans un contexte de stabilisation des structures, condition nécessaire à l'augmentation de la complexité. Bien entendu, d'autres explications ont été émises quant à l'origine du noyau comme la nécessité de ségréguer l'ADN des chloroplastes et des mitochondries présentes dans le cytoplasme de toute interférence avec l'ADN nucléaire. Le génome nucléaire des eucaryotes est caractérisé par la présence d'**introns** (séquences non-codantes), par opposition aux **exons** (séquences codantes) dans les gènes codant pour des protéines. Cavalier-Smith (1987) suggère que les introns sont des éléments transposables fossiles qui ont envahi le génome au moment de l'évolution de la membrane nucléaire et ont perdu le pouvoir de se transposer. Certains introns pourraient avoir un rôle dans la régulation et le fonctionnement du génome. Pour d'autres auteurs, ils se définissent surtout comme des parasites sans danger mais pesant sur le bilan énergétique du génome selon Orgel & Crick (1980) ; Doolittle & Sapienza (1980). La membrane nucléaire, une fois en place, pourrait avoir protégé le génome de leur arrivée. Des recherches plus récentes démontrent que les introns jouent un rôle crucial dans la protection des gènes et de l'ADN. La structure du génome est menacée par la formation d'hybrides ARN-ADN et la présence des séquences non codantes (les introns) s'oppose à la formation de ces hybrides, préservant la stabilité du génome (Bonnet et al., 2017). Il est à remarquer que la synthèse des protéines, à partir de l'ARNm (ARN messager) et de l'ARNt (ARN de transfert), se réalise dans le cytoplasme, minimisant ainsi les occasions de contact et de réaction entre l'ADN et l'ARN.

D'autre part, il est maintenant acquis que l'ADN nucléaire est très organisé dans l'espace. Pour fonctionner correctement, certains gènes doivent entrer en contact avec d'autres parties du génome qui les activent. Ces « activateurs » sont quelquefois situés très loin des gènes qu'ils dirigent, d'où la formation de boucles dans le génome pour rapprocher des unités fonctionnelles de l'ADN (e. g. Su et al., 2020 ; Ganji et al., 2018). L'enveloppe nucléaire pourrait, dans cette configuration, maintenir la topologie générale du génome. En réalité, ces exemples s'inscrivent aisément dans le cadre proposé ci-dessus quant au rôle stabilisateur du noyau cellulaire dans la cellule eucaryote. Margulis (2000) propose une origine symbiotique pour le noyau de la cellule eucaryote et suggère aussi un rôle dans la ségrégation de l'ADN pour l'origine de la membrane nucléaire.

Origine de la reproduction sexuée. Les premiers eucaryotes se reproduisaient certainement de façon asexuée, bien que plusieurs auteurs lient l'apparition des eucaryotes à celle du sexe (e. g. Lane, 2011). Aucun fossile

ne peut nous renseigner sur cette question, l'affirmation tient surtout dans les possibilités de stabilisation du génome offertes par le sexe. Aujourd'hui, la grande majorité des eucaryotes ne se répliquent qu'en tant que membres d'une population sexuée. À partir de - 1,2 milliard d'années la diversification des eucaryotes s'affirme avec, par exemple, des algues pluricellulaires. La propagation de la reproduction sexuée est-elle liée à cet événement ? Voir le chapitre 7 pour des éléments de réponse.

Les innovations décrites brièvement ci-dessus concernent des mécanismes qui tendent à stabiliser un état existant, celui d'une cellule de grande taille, capable d'absorber de nombreux types de substances, y compris des proies de taille relativement grande et avec un génome adapté. Les ressorts permettant l'apparition de la cellule eucaryote, tels que des avantages sélectifs liés à une taille beaucoup plus grande que celle des procaryotes, restent à définir. À vrai dire, une comparaison qualitative entre les deux types d'organisation cellulaire semble hors sujet, tant elles sont différentes. Lane (2011) et Lane & Martin (2012) avancent une explication qui met en jeu l'énergie disponible dans les deux systèmes. Succinctement, le génome des procaryotes est beaucoup plus simple que celui des eucaryotes. Lane (2011) interprète cette différence comme une contrainte bioénergétique empêchant la diversification des procaryotes (la disponibilité énergétique par gène ou génome chez les procaryotes est sensiblement plus faible que celle des eucaryotes). Lynch & Marinov (2016) critiquent vertement les vues de Lane & Martin, selon eux le coût énergétique du génome tel qu'ils le définissent est « inconsistant, du point de vue écologique et évolutif, *ecologically and evolutionarily meaningless*. » Pour être clair, nous approuvons ces remarques, définir les possibilités d'évolution d'une cellule ou d'un gène ne se résume pas à établir le rapport entre le métabolisme de la cellule et le nombre total des gènes. Cela ne dit rien sur la production de biomasse, l'investissement dans les descendants et la transmission des caractères, toutes choses essentielles à la réalisation des changements évolutifs. Pour compléter le tableau, Chiyomaru & Takemoto (2020) ont révisé l'établissement des taux métaboliques avec de nouvelles données qui montrent que les différences entre procaryotes et eucaryotes sont beaucoup moins significatives que celles annoncées pas Lane & Martin. Toujours selon ces auteurs, un génome de grande taille offre plus de possibilités de variations génétiques, à travers un flot nouveau de mutations. Rien ne vient appuyer ces propositions et beaucoup d'observations les contredisent. Lorsque le nombre de gènes s'accroît fortement, par exemple si l'on passe d'un virus bactériophage (~ 50 gènes) à un organisme comme *Neurospora crassa* (un champignon filamenteux) qui peut abriter ~ 50 000 gènes, les cellules deviennent de plus en plus réceptives aux dommages

génétiques, en réponse la réplication des gènes devient de plus en plus contrainte et exacte (Bernstein et al., 1985). Dans la même veine, Drake (1974 ; 1999) compare la fidélité de la réplication chez plusieurs organismes **haploïdes** dont la taille du génome s'accroît. Le nombre d'erreurs par nucléotide au cours de la réplication diminue avec l'augmentation de la taille du génome. Mais le nombre total d'erreurs par génome et par génération, quelle que soit sa taille, est globalement constant selon Drake (1999), ce qui confirme encore une fois la tendance à la stabilisation des structures lorsque la complexité augmente. Cependant, le mérite de Lane & Martin est de focaliser l'attention sur la disponibilité de l'énergie dans les cellules et la manière dont elle est distribuée. Si des différences existent à ce niveau entre procaryotes et eucaryotes il en est une que personne n'ignore : les procaryotes ont des possibilités de reproduction incommensurablement supérieures aux eucaryotes, les bactéries peuvent saturer un milieu en quelques jours, voire en quelques heures. Il est évident qu'une part importante de l'énergie disponible chez ces cellules est affectée à la reproduction. Pourquoi n'en est-il pas de même chez les eucaryotes ? Je dirai que, chez eux, une part importante de l'énergie disponible est consacrée au maintien des structures et cette part va croissant avec la complexification. Ici encore, on voit poindre le trade-off entre capacité de reproduction et survie des individus.

Un dernier point, et pas le moindre, n'a pas encore été évoqué ici à propos de la cellule eucaryote. C'est une assemblée d'individus appartenant à des taxons distincts et qui s'organisent pour former un organisme unique, la cellule eucaryote. Cette **symbiose**, découverte par Lynn Margulis (1970), est une étape cruciale dans l'évolution de structures complexes, elle sera détaillée plus loin (voir 5. 6).

5.4. De la cellule unique au stade multicellulaire, les métazoaires

5. 4. 1 Les premiers assemblages cellulaires

La fin du Protérozoïque voit l'arrivée des premiers **métazoaires**, vers – 800 Ma, – 600 Ma. Depuis l'émergence des protocellules au début de l'Archéen jusqu'à la fin du Protérozoïque, la diversité biologique n'est représentée que par des organismes unicellulaires, i. e. durant près de 3,5 Ga, si l'on exclut des assemblages cellulaires tels que ceux formés par des myxobactéries il y a quelque – 2 milliards d'années (Shimkets, 1990). Les métazoaires dérivent certainement d'organismes coloniaux, de réunions de cellules eucaryotes. Des algues vertes appartenant au groupe des volvocines (e. g. *Volvox*) peuvent illustrer ce passage vers des organismes pluricellulaires (Kirk, 1998). Les volvocines se montrent actuellement sous plusieurs formes,

allant de cellules photosynthétiques isolées et munies d'un flagelle (e. g. *Chlamydomonas*) à des formes multicellulaires présentant des cellules à vocation uniquement sexuelle (différenciation des **lignées germinales et somatiques**) sans oublier des formes de transition comme de petites colonies sans évolution de cellules germinales. (e. g. *Gonium* et *Eudorina*). L'évolution d'organismes multicellulaires est un exemple d'intégration d'individus (cellules isolées) formant un seul individu pluricellulaire, avec ses deux corollaires, la différenciation de plusieurs types cellulaires et celle du couple **germen/soma**. Comment comprendre cette transition, quelles sont les circonstances et les facteurs qui l'accompagnent ? Les algues vertes volvocines, en particulier *Volvox carteri*, représentent une opportunité à peu près unique d'étudier le passage du stade unicellulaire à la multicellularité. Cette étape a été franchie plusieurs fois au cours de l'évolution ce qui fait dire que l'avantage sélectif de la multicellularité doit être relativement élevé. Comprendre comment des organismes unicellulaires évoluent vers des organismes pluricellulaires est certainement un problème central dans la recherche biologique (voir blog on biology, Armin Hallmann 28 Nov. 2017 et Umen, 2020).

Il existe des avantages adaptatifs pour former des groupes de cellules et augmenter la taille des nouveaux individus ainsi formés, tels que dissuader les prédateurs ou maintenir un milieu intérieur constant (**homéostasie**) mais il est tout aussi facile de pointer des avantages liés à une petite taille ou les coûts d'une grande taille. Par exemple, Blanckenhorn (2000) insiste sur les inconvénients d'une grande taille et particulièrement sur la charge énergétique associée. Chez les organismes multicellulaires l'investissement dans les tissus somatiques augmente deux fois plus vite que l'investissement dans les cellules germinales (Koufopanou, 1994).

Dans ce contexte de coût croissant de la reproduction, Michod (2007) entreprend de répondre à cette question : quel(s) facteur(s) sélectif(s) opère(nt) pour réunir des cellules et spécialiser certaines d'entre elles vers la reproduction (formation du germen) ? Michod veut résoudre cette question en admettant qu'il existe deux types de trade-offs entre la survie et la reproduction, symbolisés par deux courbes, le trade-off concave et le trade-off convexe. Le lecteur étant en droit de se demander en quoi consiste la forme d'un trade-off, convexe ou concave, il pourra le visualiser page 409. Notons que l'usage qui est fait des mots convexe et concave en mathématique est inversé par rapport à leur utilisation courante.

L'argument est le suivant : pour un trade-off linéaire entre effort reproductif et survie, un accroissement de l'effort reproductif se traduit par une perte équivalente dans la survie. Ainsi, il n'y a aucune tendance vers la

spécialisation des cellules car la performance de chaque cellule dans la colonie reste la même. Il n'en est pas de même pour les trade-offs dits concave et convexe. Les cellules isolées suivent un trade-off concave (Michod, 2006), leur effort reproductif reste important pratiquement tout au long de la courbe concave. Ici, il n'y a aucune impulsion produite par la sélection naturelle vers un stade multicellulaire et une différenciation des cellules. Selon Michod, il n'en est pas de même pour un trade-off convexe, une performance accrue dans une fonction ne résulte pas forcément dans la même diminution de performance de l'autre fonction. Ainsi, pour une cellule incluse dans une colonie une perte de contribution à la fécondité serait plus que compensée par un gain dans les fonctions relatives à la survie. La porte serait alors ouverte vers une spécialisation de ces cellules vers les fonctions liées à la viabilité. En même temps, d'autres cellules, beaucoup moins nombreuses, seront sélectionnées vers les fonctions de reproduction.

Ces conclusions pourraient être une étape importante dans la compréhension de l'origine de la multicellularité. Toutefois, il reste des objections, les détails de la trajectoire des trade-offs en histoire de vie ne sont pas réellement compris, ils ne sont pas **paramétrés** et leur connaissance ne dépasse guère le stade théorique (Rueffler et al., 2004). Plus grave, un simple examen des courbes de trade-offs convexes (concernant les organismes pluricellulaires) et concaves (organismes unicellulaires) montre que n'importe quel point situé sur l'axe X (investissement dans la survie) correspond à une reproduction plus importante sur la courbe concave par rapport à la courbe convexe (sauf aux extrémités où les valeurs s'égalisent). Immanquablement, une question se présente. Quel est l'avantage pour une cellule isolée ou un groupe de cellules indifférenciées de suivre la trajectoire d'un trade-off convexe ? Si cela était le cas, la fécondité de ces cellules déclinerait fortement, sans réel avantage pour leur survie, d'autant plus que le nombre des cellules isolées est toujours très supérieur à celui des assemblages pluricellulaires. À partir de là, il semble qu'aucune voie tracée par la sélection naturelle et la fitness relative des cellules ne puisse mener à la multicellularité, ce qui évoque une affirmation de Simpson (2011) « dans l'optique de plusieurs théories standards en évolution, ces transitions sont impossibles ». Un des enjeux majeurs de ces transitions est de comprendre les relations qui existent entre les traits exprimés par la cellule en tant qu'individu et ceux de l'entité complexe résultant de l'assemblage des cellules (e. g. Herron et al., 2018). D'autre part, pourquoi faut-il attendre près de trois milliards d'années pour que ces formes nouvelles et complexes émergent alors que l'action de la sélection naturelle se compte plutôt en années sinon en siècles ? Il est acquis que d'autres forces sont à l'œuvre dans l'évolution, la dérive génétique en

particulier.

5. 4. 2 L'explosion cambrienne et ses prémices

La faune édiacarienne. La transition Protérozoïque-Phanérozoïque. La fin du Protérozoïque est le théâtre d'un événement climatique inédit, une glaciation s'étendant jusque près de l'équateur, la Terre boule de neige (– 650 à – 635 Ma). Peu après la glaciation, l'évolution accélère, avec les organismes de l'Édiacarien suivis par la radiation cambrienne des Bilateria. Y a-t-il un lien entre cette diversification et l'épisode glaciaire ? Certains l'affirment mais la nature des causes sous-jacentes reste élusive si l'on excepte des propositions dues à Lynch (2007, voir conclusion 10. 5. 3). La période précédant le Cambrien se signale aussi par une oxygénation croissante de l'atmosphère et des océans.

– **La radiation des faunes édiacariennes** (– 600 Ma à – 542 Ma). La faune édiacarienne est nommée d'après des fossiles découverts en 1946 par G. Sprigg, géologue de son état, dans les Ediacara Hills en Australie. D'autres formes de métazoaires fossiles ont été trouvées ailleurs dans le monde (plus de trente localités), ensemble elles constituent la faune édiacarienne, éponyme de la dernière période du Précambrien (Édiacarien) et qui disparaît un peu avant le Cambrien. La taille de ces organismes varie de quelques millimètres à plus d'un mètre, ils diffèrent non seulement des procaryotes et des eucaryotes connus auparavant mais aussi des formes nouvelles (explosion des Bilateria) qui viendront au Cambrien et plus tard, d'où l'intérêt suscité par ces faunes. Disons tout de même que les premiers Bilateria s'annoncent certainement dès l'Édiacarien, ainsi que des éponges, des cnidaires et des associations symbiotiques complexes rappelant les lichens.

Mais à quoi ressemblent ces édiacariens ? Sprigg (1947) note d'emblée que les édiacariens qu'il a découverts dans les gisements australiens évoquent nettement des méduses (stade mobile du groupe des cnidaires dont le stade fixé est appelé polype). Les cnidaires sont connus pour avoir une symétrie radiale et seulement deux couches tissulaires. Notons aussi que la forme fixée du cycle de vie des cnidaires (hydres, coraux) possède une cavité centrale communiquant avec l'extérieur. Glaessner (1984) suggère que les édiacariens sont à la base des taxons modernes (groupes souches) mais il ne sera pas suivi. Les idées de Seilacher (1992) sont radicalement différentes, il affirme que les animaux édiacariens n'ont pas le même plan d'organisation que les animaux actuels ni celui des organismes rencontrés lors de l'explosion du Cambrien. Beaucoup semblent dépourvus d'organes internes et toujours selon Seilacher ils absorbent directement l'oxygène et les nutriments à travers la

surface corporelle. Des découvertes dans l'Édiacarien de la Baltique (- 560 Ma) suggèrent que le développement de ces organismes coïncide avec une productivité réduite du milieu, assurée pour l'essentiel par des bactéries, entraînant une concentration importante de matière organique dans les océans (Pehr et al., 2018). Parmi ces fossiles énigmatiques, les Rangeomorphes sont peut-être les plus connus (Vannier, 2022). Ils se présentent sous la forme de plume ou de fronde et montrent des structures répétitives évoquant les fougères mais ils n'ont rien à voir avec des plantes. Les Rangeomorphes n'ont ni bouche, ni tube digestif, ni organes internes. Ils sont fixés au fond marin par une sorte de disque d'ancrage ou reposent simplement sur le fond. Ils semblent se nourrir en absorbant directement des nutriments dissous dans la colonne d'eau. D'autres fossiles édiacariens semblent préserver des structures plus complexes, tel que *Kimberella* trouvé en Australie et en Russie. Ce fossile était considéré comme prétendant au titre de premier Bilateria dans les faunes édiacariennes mais un nouveau fossile, *Ikaria wariootia* décrit dans la formation d'Ediacara en Australie est certainement plus ancien. De plus, il est accompagné par des traces fossiles (*Helminthoidichnites*) qui témoignent d'un déplacement du sédiment (Evans et al., 2020).

La plupart de ces formes de vie n'ont pas laissé de descendants, elles pourraient représenter une première expérimentation chez les métazoaires, un modèle écologique dans lequel les producteurs primaires sont uniquement des micro-organismes, avec un seul niveau de consommateurs, les « carnivores » étant absents. L'exemple des Rangeomorphes montre un type d'organisation qui ne se reverra pas (ou rarement) chez des animaux plus complexes et de grande taille, exposant un déploiement maximal de la surface de contact avec le milieu extérieur (Narbonne, 2004), assurant une diffusion maximale des nutriments et de l'oxygène du milieu marin vers l'organisme.

L'explosion cambrienne (~542 Ma ~514 Ma). Cet événement est peut-être le plus significatif dans l'histoire de la biodiversité terrestre. Pourquoi la presque totalité des phylums animaux (degré le plus élevé dans les divisions du monde animal) apparaît-elle durant la même période géologique, le Cambrien, en moins de 30 millions d'années ? Les hypothèses ne manquent pas, aucune ne fait l'unanimité. Deux types d'explications, non exclusives, reviennent le plus souvent. L'une fait intervenir des causes externes, comme l'enrichissement en oxygène ou la disponibilité de nouvelles niches écologiques. L'autre s'attache à des causes internes, telles que des modifications dans l'organisation du développement, conditionnées par la présence d'un troisième feuillet interne, le mésoderme. Le développement d'un animal s'ordonne à partir de compartiments séparés, alignés le long de l'axe antéro-postérieur, autorisant des changements profonds dans une région

sans interférer avec d'autres. L'addition ou le dédoublement de compartiments et éventuellement leur abandon donnent aussi de nombreux degrés de liberté au développement. Dans cette perspective, de nouveaux plans d'organisation peuvent apparaître rapidement. Dès les années 1820, les travaux de Geoffroy Saint-Hilaire jettent les bases théoriques de cette segmentation du développement suivant des axes privilégiés.

– **Les faunes du Cambrien**. Les premières faunes cambriennes livrent des fossiles possédant des parties minéralisées, des coquilles ou des pièces d'exosquelette, toutes de petite taille, sans oublier de nombreuses traces fossiles d'allure complexe. Cela constitue un assortiment très varié, fait de sclérites, de spicules, de tubes et de coquilles, suggérant la présence d'animaux adaptés à des styles de vie différents et intégrés dans une trame écologique diversifiée. Vers – 521 Ma les trilobites apparaissent dans le registre fossile du Cambrien, ils sont recouverts par une carapace articulée et tout dans leur morphologie les désigne comme membres des arthropodes. Ils deviendront un des groupes les plus répandus dans les mers de l'ère primaire, qu'ils occupent durant près de 300 Ma avant de s'éteindre durant l'extinction massive de la fin du Permien ~ (- 252 Ma). Les faunes des Schistes de Burgess (- 505 Ma) en Colombie-Britannique (Canada) et, plus tard, celles de gisements chinois (faunes de Chengjiang, Yunnan Province, – 525 Ma) ont révélé la richesse des assemblages fossiles du Cambrien. Dans ces gisements, non seulement les parties dures des organismes sont conservées mais aussi les parties molles. Des formes pour le moins étranges sont décrites, apparemment sans affinités évidentes avec les phylums animaux du monde actuel, telles que *Hallucigenia*, *Anomalocaris*, *Wiwaxia* ou *Opabinia*. Ce dernier, avec son architecture (plan d'organisation) très particulière (montrant une sorte de trompe mobile, plus semblable à un appareil ménager qu'à un appendice buccal), n'avait trouvé aucune place dans les phylums existants. Depuis, les paléontologues ont relevé des caractères (**homologies**) communs avec les Arthropodes et les Onychophora (vers de velours) qui sont deux groupes frères. Il en est de même pour la plupart des fossiles du Cambrien qui ont trouvé leur place dans des phylums déjà reconnus, ce qui prouve que ces phylums étaient présents dès la fin de cette période (éponges, e. g. *Vauxia* ; **Lobopodia,** *Aysheaia* ; *Hallucigenia* ; **Onychophore**, *Opabinia* ; Arthropodes, trilobites, *Marrella* ; Brachiopodes, Lingule ; Mollusques**,** *Archaeospira* ; Annelides, *Canadia* ; Echinodermes, *Sinoeocrinus* ; **Chordata**, *Pikaia*).

– **Les traces fossiles et la révolution des fonds marins**. Les traces fossiles deviennent considérablement plus complexes et variées au début du Cambrien. À la fin de l'Édiacarien, les métazoaires ne laissent que de simples

traces horizontales sur le fond de la mer. Celui-ci est couvert par un tapis bactérien qui est la première source de nourriture pour les organismes de l'Édiacarien. Des animaux, certainement des Bilateria, commencent à creuser des tunnels dans les sédiments dès le début du Cambrien, à la recherche de nourriture (restes d'organismes planctoniques enfouis dans les sédiments) ou pour ne pas servir de nourriture à des prédateurs. Ainsi l'émergence des Bilateria va altérer sans retour la nature du fond marin, ouvrant de nouvelles voies pour la diversification des animaux. Dans le même temps, sur les traces de l'explosion cambrienne, c'est une véritable révolution des relations écologiques qui s'accomplit, la biosphère n'est plus limitée à l'interface hydrosphère/géosphère mais s'étend dans les deux milieux.

– **Tempo et mode de l'explosion cambrienne.** On l'aura compris, l'explosion cambrienne est un événement unique dans l'histoire de la vie et de l'évolution. Pratiquement tous les plans d'organisation des métazoaires se diversifient à la même époque, en à peine 30 millions d'années, alors que l'histoire de la biosphère se déploie durant 4 milliards d'années. C'est un défi sans précédent proposé à ceux qui veulent comprendre cette histoire. Il s'adresse aussi au concept darwinien de l'évolution par la sélection naturelle, évolution graduelle, comportant une sorte de chaîne de formes intermédiaires reliant les transformations morphologiques. Cela nous ramène à la question des rythmes évolutifs, déjà traitée (chapitre 2) et dont nous retiendrons les conclusions : ces rythmes sont très variables, selon les organismes, leur environnement et les périodes géologiques et nous pensons qu'ils peuvent être compatibles avec le concept darwinien bien que les formes de transition manquent dans l'explosion cambrienne. Cependant, cet événement, l'explosion cambrienne, est si particulier que beaucoup de chercheurs font appel à des processus différents de ceux qui opèrent habituellement au cours de l'évolution, notamment à des mécanismes liés à la macroévolution (Erwin, 2011).

Comment expliquer l'explosion cambrienne ? Avant d'aller plus loin, précisons qu'il ne peut guère être question d'une cause unique, en accord avec Lawton, 2000, qui s'exprime à propos d'écologie mais ses idées valent aussi bien pour des recherches sur l'évolution et la paléontologie. C'est un ensemble de circonstances, réunies durant une période donnée, qui produit l'explosion cambrienne. Je me limiterai à celles qui me semblent les plus significatives.

– **Facteurs externes, Oxygène**. Parmi les facteurs de l'environnement, l'accroissement du taux d'oxygène dans l'atmosphère et les océans à la fin du Protérozoïque paraît décisif dans la radiation des métazoaires. Ce sont des animaux pluricellulaires, tous hétérotrophes, i. e. leur énergie vient de

l'oxydation de composés carbonés (sucres par exemple) et nécessite de l'oxygène obtenu à partir du milieu ambiant. Or la consommation d'oxygène d'un animal pluricellulaire, donc d'organisation complexe, est très supérieure à celle des protozoaires qui ont prospéré durant une grande partie du Précambrien et qui prospèrent toujours aujourd'hui. Pourquoi doit-il en être ainsi ? Évidemment, un organisme fait de plusieurs cellules consomme plus d'oxygène qu'un individu unicellulaire même si la consommation de chaque cellule du métazoaire est moindre que celle de la cellule d'un unicellulaire. Mais la complexité entraîne aussi une multiplication du nombre de cellules pour assurer le fonctionnement du métazoaire, des organes nouveaux apparaissent, dédiés à des fonctions particulières, par exemple les organes respiratoires et circulatoires pour fournir de l'oxygène à toutes les cellules de l'individu. Sans oublier que ces organes doivent être corrélés à l'activité de l'individu, ce qui, encore une fois nécessite des unités régulatrices isolées (hormones par exemple) ou centrales (système nerveux). Les échanges avec le milieu sont donc infiniment plus complexes chez les métazoaires que chez les protozoaires, il en va de même de l'énergie nécessaire à leur métabolisme et de leur consommation d'oxygène. Le rapport surface/volume est très supérieur chez les protozoaires que chez les métazoaires, les organites des protozoaires ne sont jamais loin du milieu ambiant, ils n'en sont séparés que par une membrane et l'oxygène est absorbé par simple diffusion, nul besoin d'organes dédiés pour assurer cette fonction et d'autres comme l'alimentation ou l'excrétion. Tout indique que l'augmentation de la concentration en oxygène était une condition nécessaire à l'explosion cambrienne, i. e. à l'apparition d'une organisation complexe mais très gourmande en énergie (see Sperling et al., 2013 ; Levin et al., 2000). D'autre part, He et al. (2019) suggèrent que des oscillations de la quantité d'oxygène disponible dans les fonds marins peu profonds contrôlent le tempo des radiations de la vie animale au Cambrien. Ainsi, Zhang & Cui (2016) mettent en évidence un ordre d'apparition des animaux durant l'Ediacarien-Cambrien lié à leur sensibilité au manque d'oxygène.

– **Facteurs internes**. La radiation cambrienne suppose des changements majeurs dans la régulation du génome et du développement des organismes, offrant plus de possibilités de variations alors qu'en même temps les innovations évolutives sont stabilisées par une nouvelle organisation du développement. Une règle pourrait s'énoncer ainsi : toutes les variations sont permises à condition qu'elles respectent les fonctionnalités de l'état antérieur du système. L'évolution est guidée par les variations du génome, notamment les mutations (changements héritables du génome) qui représentent la principale source de variation menant à l'évolution, position unanimement

acceptée depuis les intuitions de Darwin. La plupart des mutations sont neutres, certaines néfastes et quelques-unes bénéfiques, source de nouvelles adaptations. Mais n'oublions pas que d'autres modalités de variation existent, les remaniements chromosomiques, les modifications épigénétiques, la duplication des gènes, les transferts horizontaux de gènes entre individus et la dérive génétique (voir chapitre variation génétique).

– **Macromutations :** Richard Goldschmidt étudie la génétique du développement dans la première moitié du XXe siècle, il admet que l'évolution darwinienne explique l'adaptation des populations mais pas l'origine des espèces ni l'émergence de nouveaux plans d'organisation. Il propose que de simples changements génétiques, à certaines occasions, provoquent des modifications fortes du développement qui donneront des « monstres prometteurs » selon le vocabulaire de Goldschmidt, capables de survivre et de préparer la venue d'organismes entièrement nouveaux (Goldschmidt, 1940). Autant dire que ces idées ont été accueillies fraîchement, ou même tournées en ridicule. À cette époque, personne ne voit par quel mécanisme la viabilité d'un individu pourrait être préservée en face d'un bouleversement de son développement. Mais, telle une figure antique, le monstre prometteur renaît régulièrement (e. g. Chouard, 2010, *la revanche du monstre prometteur*). En effet, les recherches ont montré que des changements ponctuels de gènes contrôlant le développement peuvent amener des transformations majeures du phénotype. Ces transformations ne sont pas vraiment rares. Selon Fisher, des mutations **pléiotropiques** (mutation d'un seul gène affectant plusieurs segments du phénotype) peuvent avoir des effets bénéfiques sur quelques caractères mais sont forcément délétères pour d'autres parties de l'organisme (Orr, 2005). Il existe pourtant des exemples de simples mutations ayant occasionné des effets durables et de grande portée, telle que la mutation permettant le métabolisme du citrate par la bactérie *Escherichia coli* dans les expériences de Lenski (voir sélection 3. 2. 3).

– **Régulation du développement** : une constante dans la recherche sur les macromutations est que les scientifiques qui s'y consacrent sont des spécialistes du développement embryonnaire. Durant le développement et en utilisant un fond génétique commun, des gènes régulateurs activent ou non différentes parties du génome à différents moments, ce qui permet la différenciation des cellules et des tissus. À partir de là, une voie semble ouverte, grâce aux gènes régulateurs, pour modifier le développement d'un organisme et obtenir des phénotypes fort différents. Les gènes pressentis comme des facteurs de l'évolution des plans d'organisation durant le Cambrien sont ceux qui dirigent les mutations dites **homéotiques**, celles affectant l'identité des différentes parties du corps, les **Hox gènes**. Les

chercheurs réalisent, dans les années 1980 et 1990 que les mêmes gènes régulateurs sont engagés dans la spécification des plans d'organisation de très nombreux animaux. Ainsi, le long des groupements de Hox gènes de la drosophile et de la souris, l'alignement des gènes et leur identité sont relativement conservés.

Très schématiquement, les Hox gènes définissent des segments du corps, orientés par rapport à l'axe antéro-postérieur et le type « d'appendages » qu'ils vont porter. Ce seront, chez la drosophile, des pattes sur les trois segments thoraciques, des ailes sur le deuxième et des haltères (ailes modifiées) sur le troisième. Entre les insectes et les vertébrés, les séquences d'Hox gènes sont conservées, l'ordre des Hox gènes sur les chromosomes est conservé et la correspondance de l'ordre sur les chromosomes et de l'ordre anatomique est conservée. Dans le même temps, les innovations peuvent souvent être déduites des modalités du développement. Par exemple, la queue des chordés, un caractère spécifique du groupe qui inclut notamment les vertébrés, requiert l'intervention de trois Hox gènes non exprimés chez la drosophile. Ces nouveaux Hox gènes sont certainement le résultat de la duplication d'Hox gènes ancestraux après la division arthropodes/chordés. Bien entendu, tout n'est pas identique, la souris et les vertébrés ont nettement plus d'Hox gènes que la drosophile alors que d'autres sont perdus dans la marche de l'évolution. L'augmentation du nombre de Hox gènes fait appel à leur duplication. Certains suggèrent alors que la duplication des Hox gènes procure le substrat génétique permettant le remodelage et l'évolution rapide de nouveaux plans d'organisation lors de l'explosion cambrienne. La duplication des gènes joue un rôle important dans l'évolution (e. g. Carroll et al., 2001), disposer de deux copies du même gène libère une de ces copies qui peut alors évoluer vers de nouvelles fonctions, sans altérer l'activité générale de l'organisme. La deuxième copie est dégagée des pressions sélectives, les mutations éventuelles n'ont pas d'effets nocifs ce qui est une source importante d'innovations (e. g. Ohno, 1970 ; Conant & Wolfe, 2008). Il existe des séquences très conservées parmi les Hox gènes, appelées Homeobox et reconnues dans le génome de la plupart des organismes. Éventuellement, ces séquences peuvent être échangées entre différents Hox gènes (e. g. Mark et al., 1997 ; Holland, 2015). Mais le grand intérêt des Hox gènes n'est pas dans la conservation des séquences mais plutôt qu'ils puissent spécifier des plans d'organisation distincts en même temps qu'ils maintiennent la structure et donc la viabilité d'organismes de plus en plus complexes.

– **Facteurs écologiques** : l'explosion cambrienne pourrait aussi dépendre de facteurs écologiques, des interactions entre les animaux par exemple. L'explosion serait le résultat d'une coévolution, les faunes du Cambrien sont

en quelque sorte amenées à évoluer pour suivre les changements de l'écosystème. Ainsi, l'émergence des prédateurs stimule l'évolution des protections chez les proies, l'apparition de superprédateurs modifie les relations écologiques et cause des changements évolutifs. Ces interactions ont certainement joué un rôle, à un moment ou un autre, dans l'explosion cambrienne. Mais en aucun cas, elles ne peuvent en être la cause. Cette thèse explique la complexification alors que la complexité est déjà présente. Rohde (1992 ; 2005) écarte ce type d'interprétation au sujet de l'augmentation de la biodiversité, l'argument est circulaire et n'a rien à voir avec l'origine de la complexité car il veut expliquer la complexité à partir d'un monde déjà complexe (voir par exemple discussion sur la complexité in Rohde, 2005 : 13). Bourrat (2019) envisage la question sous l'angle des niveaux d'évolution (souvent désignés comme niveaux hiérarchiques) et des transitions majeures dans l'évolution. Pour interpréter un niveau de complexité, beaucoup d'études le considèrent comme déjà existant mais rien n'est dit sur son origine.

Une dernière proposition, formulée notamment par Lynch (2007), sera reprise dans les conclusions (voir 10. 5).

5. 4. 3 À la recherche des premiers Bilateria

L'apparition des Bilateria marque une étape cruciale, une transition majeure dans l'évolution, elle survient certainement vers la fin de l'Édiacarien, c'est elle qui est à l'origine de la radiation cambrienne. Qui sont les Bilateria ? Il s'agit d'animaux possédant une symétrie bilatérale, conservée chez la plupart des adultes (e. g. vertébrés) mais toujours présente chez les embryons. Par exemple, les échinodermes adultes (e. g. oursins, étoiles de mer) ont une symétrie cinq mais ont une symétrie bilatérale en tant qu'embryons. Une reconstitution de notre ancêtre du Précambrien est proposée, à partir du fond commun génétique et morphologique propre aux Bilateria, d'après un modèle déjà appliqué avec LUCA. L'ancêtre commun était certainement allongé, avec une symétrie bilatérale, une morphologie vermiforme et un axe antéro-postérieur différentié, une bouche et un anus et trois couches de tissus. Cet animal n'était certainement pas doté d'appendices, tels que des membres (Kirschner & Gerhart, 2005). Au moins trois de ces caractères sont visibles chez *Ikaria* (allongement, axe antéro-postérieur, vermiforme), le plus ancien fossile de Bilateria, trouvé dans l'Édiacarien. De plus, les traces fossiles associées à *Ikaria* indiquent un déplacement amenant une perturbation de la surface du sédiment (Evans et al., 2020). En accord avec leur présence chez tous les Bilateria actuels, le corps était séparé en Hox compartiments le long de son axe antéro-postérieur. De plus, d'autres

compartiments sont présents dans la partie antérieure, en aval de ceux spécifiés par les Hox gènes, organisation ayant valeur générale chez les Bilateria. Des organismes actuels sont considérés comme très proches des premiers Bilateria. Il s'agit d'animaux d'organisation simple, appartenant au groupe des Protostomes par opposition aux Deuterostomes, l'autre grand groupe constituant les Bilateria. Les Protostomes sont très diversifiés (24 phylums ont été dénombrés) et, en particulier pour ce qui nous concerne ici, ils renferment la classe des Acoela, de petits organismes marins, vermiformes et vivant à la surface des sédiments, considérés comme les plus anciens représentants actuels des Bilateria (Valentine, 2004 ; Brusca et al., 2016). Parmi ceux-ci, signalons le ver plat de Roscoff (*Symsagittifera roscoffensis*) qui accueille des algues chlorophylliennes, offrant un bel exemple d'association symbiotique (Bailly et al., 2014).

L'apparition des Bilateria, comme celle des premiers organismes multicellulaires type *Volvox*, est une transition majeure en évolution. À propos de ces deux exemples, Maynard Smith & Szathmary (1995) posent cette question : pourquoi la sélection naturelle, agissant sur des entités simples (au niveau des cellules, par exemple) et non comme faisant partie d'un ensemble, ne dissocie-t-elle pas l'intégration des cellules dans le niveau complexe, l'individu pluricellulaire ? Selon ces auteurs et Dawkins (1976), les lois de l'hérédité définies par Mendel garantissent qu'un gène ne peut augmenter sa représentation qu'en assurant le succès de la cellule dans laquelle il se trouve (et donc des autres gènes qui l'accompagnent). Des conflits intra-génomiques peuvent donc se répandre mais leur importance dans la dynamique évolutive reste limitée puisque la sélection agit sur le phénotype de l'individu complexe, donc sur un ensemble de cellules et si cet individu est éliminé par la sélection, les gènes en conflit le sont aussi. La véritable question de l'intervention de la sélection dans les transitions évolutives est de comprendre quels bénéfices ces transitions apportent à l'individu complexe, ceci dans un sens darwinien. Curieusement, Maynard Smith & Szathmary (1995) affirment qu'il est impossible de le faire. Ils proposent donc de déplacer le problème vers une approche centrée sur un éventuel avantage sélectif accordé aux réplicateurs individuels, les gènes ici. Cette proposition résulte des principes posés par Hamilton (1964) lorsqu'il explique l'évolution des comportements sociaux chez les animaux, les abeilles en particulier. Mais ces cas restent isolés et discutables, leur généralisation à une « colonie » de cellules formant un individu n'est guère tenable et d'ailleurs elle n'apparaît pratiquement pas dans le corpus d'interprétations consacrées à l'émergence de la complexité. De plus des publications récentes (voir 9. 5. 4) ont très sérieusement mis en doute les idées de Hamilton.

Deux points doivent être rappelés ici : les avantages ou l'augmentation de la fitness intégrés dans le passage d'un organisme unicellulaire à un organisme pluricellulaire type *Volvox* (voir plus haut) ne sont pas établis et dans ce cas, ce sont plutôt des désavantages qui se manifestent. Qu'en est-il du Bilateria ? Si l'on pose la question au niveau des cellules versus individu complexe, le problème est évidemment le même que chez *Volvox*, il est encore multiplié par l'organisation complexe, donc fragile de cet individu. Du point de vue de la sélection naturelle, il peut être exprimé autrement, la sélection permet de comparer et d'opposer les organismes complexes, éventuellement elle met en évidence des avantages liés aux changements. Les premiers Bilateria, selon toute vraisemblance, apparaissent à l'Édiacarien, d'autres organismes complexes sont déjà présents, notamment les Rangeomorphes qui absorbent des particules organiques relâchées dans la colonne d'eau par le matelas bactérien tapissant le fond marin. Les premiers Bilateria, eux, se trouvent à la surface du sédiment qu'ils peuvent aussi fouir (voir *Ikaria* premier fossile de Bilateria). Il n'y a donc pas compétition entre les deux formes dont les modes de vie diffèrent radicalement et il n'y a aucune manière de définir un avantage relatif propre à l'une ou l'autre. La forme nouvelle exploite un nouvel espace, obtient son énergie avec des moyens et dans des conditions inaccessibles aux formes anciennes qui, elles-mêmes l'obtiennent avec des moyens et dans des conditions inaccessibles aux formes nouvelles (les premiers Bilateria, littéralement, sont des bateaux qui passent dans la nuit, cf. Gould, voir 2. 6. 2).

5. 5 « Conditions nécessaires à l'émergence de la complexité »

Après la diversification du Cambrien, il semble que tous les composants de l'évolution soient en place, non pas que la suite n'amènera pas d'autres innovations majeures mais elles s'appuieront sur les structures édifiées précédemment. Pourtant il n'aura échappé à personne qu'une transition essentielle, à bien des égards, n'a pas été examinée, l'apparition de la reproduction sexuée et sa propagation comme mode de reproduction presque exclusif chez les métazoaires. Cette problématique, qui n'a toujours pas trouvé de réponse satisfaisante, sera reprise plus loin dans une section dédiée (chapitre 7). Maynard Smith & Szathmary nous donnent plusieurs pistes pour comprendre le développement d'organismes complexes. La première réside dans l'information qui est de nature génétique. Le volume d'informations nécessaires lorsque la complexité augmente doit lui aussi augmenter, quoique ceci ne se reflète pas forcément dans le nombre de gènes mobilisés. Par définition, l'information est transmise, avec plus ou moins de justesse mais il

est certain que la transmission doit être de plus en plus exacte car la complexité des structures autorise peu d'erreurs (voir 6. 1. 3.).

Un autre thème réside dans la spécialisation des fonctions et la division du travail à l'intérieur de l'organisme qui commencent d'ailleurs avec l'apparition de la cellule eucaryote et ses organites. Cette spécialisation en cellules et organes consacrés aux fonctions essentielles (e. g. alimentation, excrétion, mouvement) permet de dégager des degrés de liberté dans leur fonctionnement et leurs transformations au cours de l'évolution. Mais il ne faut pas se tromper, l'organisme reste un tout, une véritable unité fonctionnelle complètement intégrée. La définition par Claude Bernard (1878) du milieu intérieur est là pour nous le rappeler. L'apparition de circuits nouveaux, chargés de maintenir l'intégration de l'organisme, comme le système nerveux et le système circulatoire, participe aussi à l'augmentation de la complexité. Un autre caractère est commun à de nombreuses transitions : des entités capables de se reproduire de façon indépendante avant la transition ne le sont plus après, elles se reproduisent seulement en tant qu'éléments d'un tout. Quelques exemples éclairciront ce propos.

Origine des eucaryotes : les mitochondries et les chloroplastes étaient autrefois des procaryotes indépendants et capables de se répliquer avant d'être intégrés dans la cellule eucaryote.

Métazoaires : les cellules des animaux descendent de protistes unicellulaires eucaryotes, i. e. des cellules isolées intégrant beaucoup de fonctions connues chez les métazoaires, notamment le métabolisme et la reproduction.

5. 5. 1 Stabilisation des structures complexes

Sélection stabilisatrice. Waddington (1957) s'étonne de la stabilité des types cellulaires chez les métazoaires, alors que la variation est le principe à la base de l'évolution et de la théorie darwinienne. Le phénotype de chaque famille de cellules est clairement marqué, sans véritables formes de transition entre elles, comme l'est aussi leur fonction. Des formes de transition existent mais pas chez les mammifères, on les voit, par exemple chez les larves de cnidaires (coraux et méduses) avec une cellule qui combine les fonctions d'une cellule épithéliale et celles d'une cellule musculaire. L'idée qui permet à Waddington d'expliquer la stabilité des phénotypes est simple, la sélection naturelle peut maintenir les phénotypes dans leur mode de fonctionnement pré-optimal (sélection stabilisatrice), en face des changements, qu'ils soient environnementaux ou génétiques (e. g. mutations), c'est ce que Waddington nomme canalisation. La sélection naturelle tend à retenir les génotypes qui

sont les moins favorables à la venue de phénotypes déviants. Le concept a beau être clair, sa démonstration ne l'est pas. En simplifiant beaucoup, voici comment se présente la difficulté (ce n'est pas la seule) : la sélection naturelle implique la présence de variations génétiques alors que la sélection stabilisatrice élimine cette variation. Des résultats allant dans le sens des idées de Waddington sont pourtant connus. Des virus évoluent vers moins de stabilité de leur génome s'ils sont placés dans un régime où la sélection naturelle est plus faible (Montville et al., 2005). Ces auteurs suggèrent que les génotypes acquièrent une certaine stabilité quand ils sont soumis à la sélection stabilisatrice et la perdent si la sélection diminue (voir aussi Lynch, 2007).

Ce qui ne se conteste pas, c'est la stabilité de certaines structures dans les organismes (voir plus haut), permettant, selon Riedl (1978) la permanence des fonctions essentielles comme le développement ou la physiologie des organes. Dans le même temps elles posent les bases pour des changements (adaptations ou innovations) dans d'autres parties de l'organisme.

– **Transmission de l'information**. La complexité exige la stabilité et la robustesse des structures, elle tolère peu d'erreurs et de changements dans la transmission de l'information. Plusieurs transitions s'inscrivent dans cette logique.

Remplacement de l'ARN par l'ADN comme moyen de transmettre l'information génétique.

Les chromosomes assurent une transmission complète du matériel génétique durant la réplication.

– **Stabilité du génome** Passage du stade haploïde des chromosomes au stade diploïde.

Le noyau cellulaire se différencie.

Apparition de la reproduction sexuée.

Diminution du taux de recombinaison des chromosomes avec l'augmentation de taille du génome (Lynch, 2007 : 86). Les eucaryotes unicellulaires ont un taux élevé de recombinaisons, il est sensiblement inférieur chez les métazoaires, notamment chez les vertébrés.

Les explications concernant l'implication de ces transitions dans la construction et le maintien de la complexité ont déjà été données plus haut, à l'exception de la reproduction sexuée qui sera abordée plus loin. Préalablement, en quelques mots, je dirai les principales raisons qui m'amènent à cette hypothèse au sujet du sexe (son rôle dans la stabilité du génome), elle n'est d'ailleurs pas vraiment nouvelle. La reproduction sexuée accompagne la diversification progressive des organismes, elle devient le mode quasiment exclusif de reproduction chez les animaux les plus complexes, les mammifères par exemple. Ceci ne pourrait être qu'une

coïncidence mais sa constance étonne. Les premières manifestations de la reproduction sexuée s'expriment en même temps qu'une étape cruciale de la complexification s'établit, l'apparition de la cellule eucaryote. Encore une fois, cette relation pourrait être fortuite. Dans le même sens, l'organisation multicellulaire de *Volvox* s'accompagne d'une divergence sexuelle avec des gamètes mâles et femelles bien différenciés alors que chez l'espèce unicellulaire *Chlamydomonas reinhardii,* étroitement apparentée à *Volvox*, la morphologie respective des gamètes reste très proche (Ferris et al., 2010). La reproduction sexuée permet la diversification génétique des descendants, à travers les recombinaisons de chromosomes issus des deux parents. À vrai dire, ces recombinaisons sont une des marques principales de la reproduction sexuée et elles semblent la disqualifier comme facteur de stabilité menant à la complexité. Mais on sait que le taux de recombinaison diminue en passant des eucaryotes unicellulaires aux métazoaires pluricellulaires. Il est clair que la reproduction sexuée est bien un facteur d'isolement reproductif et donc de stabilité génétique car elle limite les échanges génétiques à un groupe d'individus (l'espèce) étroitement apparentés. D'après Dobzhansky (1937), l'isolement reproductif désigne tout mécanisme empêchant, ou limitant fortement, l'hybridation de deux espèces, même lorsqu'elles sont étroitement apparentées.

– **Stabilité de l'identité cellulaire chez les métazoaires** Les Hox gènes maintiennent la stabilité de l'identité cellulaire. À partir de cellules pluripotentes, indifférenciées, les Hox gènes dirigent la régulation de l'identité des différentes cellules durant le développement embryonnaire et conservent cette identité durant la vie de l'individu (Steens & Klein, 2022).

5. 5. 2 Faire du neuf avec du vieux

L'origine des innovations.

Les lignes qui suivent s'inspirent nettement des thèmes abordés dans les livres de Raff, 1996 ; Kirschner & Gerhart, 2005 ; Wagner A., 2011 ; Wagner G., 2014. Les variations en biologie sont d'origine génétique, à quelques exceptions près (e. g. épigénétique). Elles seront étudiées dans la section génétique (chapitre 6), il s'agit des mutations, de la régulation et des interactions des gènes, des transferts horizontaux, des duplications, des recombinaisons, du mixage des gènes lors de la reproduction sexuée. Le rôle de l'environnement dans la théorie darwinienne est de sélectionner, parmi ces variations, celles qui sont bénéfiques à l'individu qui les porte et la plupart des observations et des études relatives à l'évolution confirment les intuitions de Darwin. Ce qui nous retient ici, ce ne sont pas tant les variations proprement

dites (voir chapitre 6) mais les conditions qui leur permettent de s'exprimer, notamment lors des variations majeures, les innovations. Le problème vient d'être exposé plus haut (cf. Waddington, 1957 ; Riedl, 1978) : comment des variations de grande ampleur sont-elles possibles dans un contexte de stabilisation des structures ? Nous nous limiterons à deux exemples dont il a déjà été question plus haut, la duplication et la compartimentation.

Duplication. Dès les premières études concernant les gènes et les chromosomes, il est devenu évident que la duplication jouait un rôle important dans l'évolution (résumé in Taylor & Raes, 2004). La duplication de l'ADN est un type de mutation qui survient comme un sous-produit de recombinaisons et de réparations de l'ADN. Le résultat d'une duplication consiste en deux copies d'une séquence d'ADN. Cet événement arrive, en principe, chez un seul individu dans une population. Les deux nouveaux gènes dupliqués peuvent être fixés dans la population, grâce à la dérive génétique ou la sélection naturelle, par exemple lorsque l'accroissement de l'ARN ou de la protéine produite est avantageux. Un des principaux acteurs du développement de cette théorie, S. Ohno (1970) avec son livre *Évolution par la duplication des gènes* soutient que la duplication est la force évolutive la plus importante depuis l'émergence de l'ancêtre commun universel. La duplication crée une redondance fonctionnelle, elle libère la seconde copie du gène des pressions sélectives, elle accumule des mutations qui, éventuellement peuvent développer une nouvelle fonction (Duboule & Wilkins A., 1998), voir aussi expérience de Lenski (10. 4. 3). Durant cet épisode, l'autre copie assure ses fonctions normales, garant de la résistance « robustness » de l'ensemble. Au cours des temps géologiques, de multiples duplications se manifestent, leur effet cumulatif peut être considérable, facilitant des innovations majeures.

Selon de très nombreux auteurs (e. g. Raff, 1996), la radiation des métazoaires est certainement la conséquence de la duplication et de la divergence de gènes régulateurs. Andreas Wagner (2011) en donne quelques exemples : l'établissement des plantes à fleurs, l'évolution du cœur, l'émergence des vertébrés. Une des différences entre invertébrés et vertébrés consiste dans le nombre de leurs complexes d'Hox gènes. Généralement, les invertébrés n'en possèdent qu'un alors que les mammifères ont quatre Hox complexes et certains poissons huit (e. g. Kuraku & Meyer, 2009). Quelle est l'origine de ces complexes redondants ? La réponse réside dans des duplications et même des tetraplications qui ne sont d'ailleurs pas limitées aux complexes Hox. La source de ces amplifications est maintenant connue comme le résultat probable de la duplication de génomes entiers (Volff & Schartl, 2003). Pour être clair, les observations portent sur des régions entières

dupliquées, réparties à travers tout le génome (Shapiro, 2013). Les duplications des Hox gènes favorisent de nouvelles régulations chez les vertébrés, de nouveaux contrôles génétiques dans la réalisation de structures complexes (Duboule, 2007). Les duplications génétiques sont uniques dans ce sens : elles accroissent la résistance aux effets des mutations et des preuves existent. Des gènes dupliqués peuvent tolérer plus de changements dans leurs nucléotides qu'une simple copie du gène ne le fait (Lynch & Conery, 2000 ; Kondrashov et al., 2002). Cette résistance nouvelle permet, selon A. Wagner, d'augmenter les dimensions de l'espace génétique dans lequel une recherche évolutive peut prendre place. Autrement dit, les duplications augmentent le nombre de phénotypes qui peuvent être testés (ou explorés) sans détruire les phénotypes existants. C'est certainement dans ce sens qu'il faut comprendre l'expression « recherche évolutive ».

Pour résumer, j'emprunterai ce syllogisme dû à A. Wagner : première prémisse, la duplication des gènes produit une endurance aux effets des variations génétiques ; seconde prémisse, l'endurance aux effets des variations génétiques facilite l'innovation ; conclusion, la duplication favorise l'innovation.

La modularité chez les organismes et ses conséquences. Le concept de modularité a été introduit dans le but de comprendre l'organisation des phénotypes, les plans d'organisation. Rudolf Raff (1996) présente cette notion alors que les biologistes réalisent que le développement des organismes multicellulaires est réparti entre des compartiments presque indépendants (compartimentation du développement). Par exemple, dans des conditions expérimentales précises, un embryon de grenouille peut être amené à former un membre sur une partie non appropriée du corps. Le développement d'un organisme complexe pose un double problème, la construction d'un embryon à partir d'une seule cellule demande l'intervention de nombreux signaux différents, ils déterminent le type de cellules et leur arrangement propre à chaque région du corps. En même temps, le nombre de gènes est plutôt limité en regard de la tâche à accomplir, ce qui restreint le nombre de signaux permettant la différenciation. La solution est apparue après une suite d'études sur le développement de la drosophile. Une sorte de carte, faite de domaines (ou segments) alignés selon l'axe antéro-postérieur, se différencie dans l'embryon, chaque segment pouvant être distingué des autres par certains des gènes qui s'y expriment. Bien que dissemblable dans les détails, cette segmentation est la figure la mieux conservée dans les différents phylums.

Les Hox gènes contrôlent la différenciation des parties du corps selon l'axe antéro-postérieur. Huit Hox gènes, organisés en deux complexes, s'expriment chez la drosophile, ils déterminent notamment le type des appendices qui vont

se former sur chaque segment. Si les Hox gènes sont réprimés chez le ver de farine, les segments se développent mais ils sont identiques, chacun ressemble à une partie de la tête et porte des antennes. Les Hox gènes peuvent s'imposer dans le contrôle de nombreux gènes et les mêmes gènes peuvent intervenir dans différents emplacements mais les Hox gènes exprimés seront différents (Garcia-Bellido, 1998 ; Lewis, 1978). Peu après ces recherches sur la drosophile, l'intervention des Hox gènes dans la segmentation des organismes est reconnue dans l'ensemble des phylums. Cependant, Wagner et al., (2003) notent que la structure des Hox gènes chez les vertébrés est plus contrainte que celle des invertébrés : par exemple, les Hox gènes des vertébrés excluent les éléments transposables et l'ordre des gènes est conservé. Ces contraintes ne peuvent se relâcher que lors d'une duplication.

Le rôle des compartiments dans l'évolution. Au cours de l'embryogenèse, l'apparition de la compartimentation correspond à une étape du développement appelée « stade phylotypique », propre à chaque phylum. Chez les chordés (groupe comprenant les vertébrés), durant le stade phylotypique les embryons de tous les vertébrés sont remarquablement semblables, de l'homme au poisson en passant par la grenouille, la taille de l'embryon à ce stade est elle aussi uniforme ~ 1 mm aussi bien chez la souris que la baleine. Avant et après cette étape la morphologie des embryons diffère, souvent de façon considérable et à ce stade, la compartimentation des embryons est définie mais rien dans leur morphologie ne le révèle (Prud'homme & Gompel, 2010 ; Richardson, 2012). Pourquoi cette segmentation a-t-elle été conservée tout au long du Phanérozoïque (plus de 500 Ma), alors que l'anatomie et la physiologie des organismes se diversifiaient considérablement ? Une réponse, évidente, se présente : cette organisation prouve une remarquable stabilisation des structures complexes lors du développement de l'organisme, tout en autorisant l'évolution d'une diversité quasi infinie des phénotypes. Évidemment, cette réponse n'en est pas une, elle ne fait que reprendre, peut-être en les précisant, les observations précédentes. Voici quelques éclaircissements : la compartimentation est une forme de modularité, l'animal est réparti en domaines indépendants, d'extension limitée, l'évolution des structures dans un domaine est découplée de celles des autres domaines. La déstabilisation dans un domaine est supportable parce que les structures des autres domaines restent stables et, en cas de duplication, prennent en charge les fonctions qui ne seraient, éventuellement, plus assurées par le domaine qui évolue.

Le modèle quasi-Cartésien des variations du phénotype. Il existe plusieurs axes de variations pour les phénotypes, l'axe antéro-postérieur est évident dans la morphologie des arthropodes, avec des identités différentes le long de

l'axe, la tête, le thorax et l'abdomen, eux-mêmes subdivisés. Cependant, les appendices, tels que les membres, sont ordonnés suivant un axe dorso-ventral et les segments diffèrent le long de cet axe, comme les ailes versus les pattes. Mais les ailes et les pattes diffèrent aussi le long de l'axe antéro-postérieur, avec les ailes antérieures qui peuvent prendre la forme d'élytre (coléoptères) ou de balancier (mouche) chez certains insectes. L'identité des structures répond donc à un arrangement complexe des domaines, résultant du croisement des deux axes. En mathématiques, ces dimensions qui se croisent sont appelées un produit Cartésien de deux ensembles, comprenant toutes les paires de combinaisons possibles associées aux deux axes (G. Wagner, 2014). Ici, le modèle est dit quasi cartésien car certaines combinaisons n'existent pas dans la nature, par exemple des ailes sur la tête d'une mouche. De toute évidence, l'arrangement quasi-Cartésien multiplie les possibilités de réalisation des phénotypes.

5. 6 « Symbiose et innovation »

Des étapes importantes de l'évolution résultent de l'incorporation, dans le même individu, d'organismes ayant évolué séparément dans d'autres lignées. Des modules séparés et fonctionnels, une bactérie et une archée dans ce cas, se trouvent réunis dans un nouvel organisme complexe, il s'agit d'une symbiose. L'innovation naît de la synergie entre deux formes de vie différentes dont la réunion crée une troisième forme dotée de fonctions nouvelles. Il revient à Lynn Margulis (1970) d'avoir compris l'apport essentiel des processus symbiotiques durant l'évolution. Reçues avec scepticisme, pour ne pas dire rejetées pour « dissidence » envers la théorie synthétique (l'article fondateur a été rejeté plus d'une dizaine de fois avant d'être publié), les conceptions de Margulis sont maintenant unanimement acceptées dans la communauté scientifique. La symbiose se réfère à une relation bénéfique entre deux sortes d'organismes. Par exemple, la vie de certaines bactéries se déroule dans l'intestin des humains où elles sont indispensables car elles synthétisent les vitamines B et K. Margulis établit que la cellule eucaryote est une chimère, elle contient notamment des mitochondries (siège de la respiration cellulaire) et chez les végétaux des chloroplastes (siège de la photosynthèse). Certains traits structuraux conduisent Margulis à les considérer comme d'anciennes bactéries intégrées dans une cellule hôte par le processus d'endosymbiose. Les mitochondries et les chloroplastes contiennent de l'ADN qui conserve la signature d'événements passés. L'ADN des plastes d'une algue rouge, *Porphyridium*, a une séquence de nucléotides plus proche de celle de certaines Cyanobactéries

(appelées algues bleues mais formant un embranchement des bactéries) que de celle de l'ADN contenu dans le noyau de *Porphyridium*. Ce type d'évidence qui relie directement des organites cellulaires à leur forme d'origine, des bactéries vivant librement dans le milieu, ne se discute pas.

L'hostilité initiale reçue par cette proposition peut se comprendre comme une réaction à des idées qui s'écartent radicalement de la théorie néodarwinienne. Le fait que des organes assurant la photosynthèse chez les plantes n'aient pas évolué graduellement par le jeu de mutation mais au cours d'un événement soudain quand des bactéries s'installent à demeure dans une cellule pour un bénéfice réciproque ne s'inscrit pas facilement dans le néodarwinisme. L'origine symbiotique de plusieurs innovations contredit aussi un principe fondateur du darwinisme qui met en avant des interactions négatives, notamment la compétition plutôt que la coopération.

Curieusement, dans l'introduction du chapitre consacré à la modularité et la co-option de son livre *The Shape of Life* Raff (1996) évoque les peintures rupestres de la grotte de Lascaux et les premiers artistes qui ont œuvré dans ses galeries. Ils ont produit, entre autres, une figure énigmatique, dite du sorcier, un être mi-humain, mi-animal, avec une face d'oiseau, une queue de renard et un corps de cerf avec ses bois. Les membres sont humains. Raff, comme je le comprends, suggère que cette créature n'est pas seulement une représentation chamanique mais aussi une figure hallucinatoire portant la conscience d'événements passés, peut-être une connaissance inscrite au plus profond de nos gènes, celle d'une fusion d'entités différentes qui n'en feront plus qu'une. Ainsi que l'a écrit Mayr, la vie ne consiste pas seulement en espèces indépendantes mais chaque individu est un consortium d'entités différentes.

5. 7 Discussion et conclusion

Au début de ce chapitre, je pensais surtout discuter d'événements tels que la naissance et les premières étapes de la vie terrestre, avec quelques indications sur la complexité grandissante des organismes durant cette période. Mais au fil de l'écriture, il est apparu que la notion de complexité telle qu'elle se déploie au cours des temps géologiques était sous-tendue par des processus ayant des bases communes, à l'œuvre pratiquement depuis la naissance de l'individualité et des premières cellules procaryotes. J'ai donc poursuivi l'exploration de la complexité, marquée par des transitions majeures dans l'évolution, au-delà des débuts de la vie terrestre.

L'évolution commence à partir du moment où des cellules individuelles (les individus tout simplement) sont constituées à partir des matériaux

carbonés primitifs. Évidemment, le sort des individus dépend étroitement des propriétés des matériaux constitutifs, donc de la chimie du carbone en milieu aqueux, chimie nettement instable. Les premières manifestations de la sélection naturelle se font sentir à ce moment et elles tendent à stabiliser cette chimie, ce qui stabilise aussi l'existence des premiers individus, l'exemple type étant le remplacement de l'ARN par l'ADN comme agent porteur de l'information. L'ADN a un avantage marqué par rapport à l'ARN pour cette fonction, cette molécule est plus stable donc la transmission de l'information sera plus exacte. Les conditions définies par Lewontin (1970) pour l'exercice de la sélection naturelle sont alors remplies. Les événements qui jalonnent les autres étapes de la complexification, les transitions majeures dans l'évolution (voir plus haut) obéissent au même principe, la stabilisation des structures et l'affirmation de l'individualité. Si l'on considère ces réflexions et si elles ont quelque valeur, il en résulte que l'évolution n'est pas un phénomène contingent (soumis aux seuls aléas du hasard) comme cela est souvent affirmé, mais qu'elle suit le déroulement d'une histoire dirigée, au moins en partie, par les contraintes physiques et plus tard biologiques de notre planète.

Pourtant, dans les idées exposées plus haut, une tension, voire une contradiction se profile : comment des modifications, menant à la stabilisation des structures sont-elles compatibles avec le déroulement de l'évolution biologique et l'apparition d'une multitude de formes nouvelles ? La réponse réside dans la nature des modifications, prenons par exemple la duplication ou la compartimentation. Elles permettent de compenser ou de corriger les mutations défavorables qui ne concernent que des régions limitées de l'organisme. Les changements interviennent à tout moment, au hasard, c'est un des caractères déterminant de la vie, ils modifient l'information (ADN ou ARN) et l'arrangement des protéines qui résultent de l'instabilité originelle des matériaux constitutifs. Pour la plupart, ces changements sont invisibles, car neutres ou compensés par la duplication et la compartimentation. Bien que muets, ils peuvent persister et s'ajouter, entraînant une exploration de domaines plus ou moins inexplorés du génome, recherches le plus souvent stériles mais résultant quelquefois dans des modifications bénéfiques ou tout simplement viables du phénotype. Ainsi, en biologie, c'est la stabilité qui permet la variation (plus justement son expression), formule un tant soit peu contradictoire mais qui résume bien les difficultés liées à l'action de la sélection naturelle comme moteur de la variation et de l'évolution.

5. 7. 1 Quel rôle pour la sélection naturelle ?

L'intervention de la sélection naturelle est évidente dans les premières étapes de la vie et elle va forcément améliorer la stabilité des premiers individus (sélection stabilisatrice, voir plus haut). À l'aide d'un modèle informatique reproduisant les repliements de la molécule d'ARN, Ancel & Fontana (2000) examinent l'évolution des structures secondaires de l'ARN. Ils autorisent des variations de l'environnement des molécules et montrent que certaines propriétés de l'ARN changent durant l'évolution. La stabilité génétique augmente en même temps que la modularité de certaines structures secondaires. La propriété directement sélectionnée ici est la stabilité génétique. Mais le problème du rôle de la sélection se pose clairement pour certaines transitions majeures comme le passage vers des organismes multicellulaires ou la naissance des plans d'organisation chez les animaux. Nous avons déjà noté les obstacles qui obèrent l'explication du passage vers la multicellularité par une théorie fondée uniquement sur la sélection naturelle et donc, en dernier ressort sur une augmentation de la fitness au cours de cet événement. Ainsi Kauffman (1993) et Raff (1996) émettent de sérieux doutes sur la capacité de la sélection naturelle à modifier et diriger le développement des organismes et surtout des plans d'organisation des métazoaires. Les contraintes imposées par le monde physique mais aussi par les règles qui régissent le développement, particulièrement les structures hiérarchiques déterminant l'ordre des événements, limitent la portée de la sélection, selon Alberch (1982). Ces questions évoquent l'opposition entre le fonctionnalisme et le structuralisme (voir chapitre adaptation).

Un courant inverse, adaptationniste pourrait-on dire, se manifeste avec DePew & Weber (1995) qui écrivent « La sélection naturelle favorise les traits qui renforcent la possibilité d'évolutions nouvelles et, de ce fait, font de l'évolvabilité la plus grande de toutes les adaptations. » Pour agir, la sélection naturelle doit effectivement apporter un bénéfice selon les conditions dictées par Lewontin mais bénéfice par rapport à des conditions existantes durant son intervention et non par rapport à des conditions qui pourraient éventuellement exister dans le futur. Dans l'esprit de Darwin, la sélection naturelle est un mécanisme qui scrute incessamment les organismes et les modifie suivant les conditions présentes. La proposition de DePew & Weber est donc dénuée de sens. Pourtant, la construction des organismes et la complexité du génome facilitent les variations (Kirschner & Gerhart, 2005) mais ceci résulte de la stabilisation (ou résilience) des structures qui, elle, a certainement été sélectionnée en face des variations de l'environnement et de la volatilité des composants internes. C'est dans ce sens qu'il faut comprendre le terme

d'évolvabilité, i. e. tel qu'il est employé par des auteurs comme A. Wagner (2005) ou Payne & Wagner (2019). Ainsi, Pigliucci (2008) pose clairement les problèmes liés au concept d'évolvabilité. Il est hors de doute que certains facteurs facilitent l'évolution de nouvelles structures, telles les innovations. L'évolvabilité peut être définie à partir de cette constatation. Mais l'évolution de l'évolvabilité est-elle le résultat de l'action de la sélection naturelle ou un sous-produit d'autres mécanismes, comme ceux permettant la résilience des organismes ? Je penche sans hésitation pour cette dernière proposition. Le problème est simple, la sélection naturelle ne peut pas favoriser des propriétés (des adaptations) qui serviront dans une vie future, alors qu'elles ne sont d'aucune utilité dans les conditions présentes. On voit poindre ici le retour du tout « adaptationnisme » dénoncé par Gould & Lewontin (1979), qu'il ne serait pas inutile de relire dans ce contexte.

Pour autant, quel rôle joue la sélection dans l'évolution de la complexité ? La réponse n'est pas évidente quant à la transition vers la multicellularité et il semble impossible de trouver un gain de fitness dans cet événement. Qu'en est-il de l'évolution de la cellule eucaryote, des bilateria et de l'explosion cambrienne ? Les premiers bilateria apparaissent à l'Édiacarien, dans un monde dominé par des organismes absorbant des particules nutritives en suspension dans l'eau ou sur le fond marin (e. g. éponges et Rangeomorphes). Les bilateria sont capables de creuser dans le sédiment où des particules organiques se sont accumulées. Ils exploitent donc une ressource non accessible aux autres organismes édiacariens et il n'y a pas vraiment de compétition ni d'interactions négatives ou positives entre eux. Ces premiers bilateria sont des individus différents, avec une autre organisation et d'autres ressources et qui, de toute évidence, sont viables dans le milieu où ils évoluent. Peut-on parler d'action de la sélection naturelle dans ce cas ? Bien entendu, après l'apparition du bilateria, la sélection agit et donne naissance à des adaptations nouvelles, dans le cadre de l'évolution de ce groupe. La question peut être reformulée de manière plus générale : y a-t-il des avantages sélectifs permettant de comprendre la tendance vers l'augmentation de la complexité ? C'est le type d'explications que tente de cerner la notion de fitness : les taxons plus complexes se reproduisent-ils mieux, ont-ils plus de chance de survivre aux extinctions ou ont-ils des taux de diversification supérieurs ? Une première remarque s'impose : les êtres d'organisation simple (bactéries, archées, protozoaires) sont toujours avec nous et même ont largement colonisé les métazoaires (le **microbiote**), pour le meilleur ou pour le pire. Il s'agit certainement d'une des plus importantes diversifications dans l'histoire de la vie mais largement ignorée. Un premier accroc à la théorie darwinienne se présente ici : dans sa formulation, l'augmentation de la fitness

de certains individus s'accompagne de sa diminution ou au mieux de sa stagnation chez d'autres (cf. coût de la sélection selon Haldane). En aucun cas, la théorie darwinienne ne prévoit d'augmentation simultanée de la diversité d'un groupe ancien et d'un groupe nouveau qui en est dérivé. Les composants de la fitness, détaillés plus haut, ne répondent pas mieux à la question des avantages sélectifs. Les taxons complexes peuvent avoir des taux de diversification importants ou faibles, cela dans un même groupe tel que les ammonites (voir chapitre paléobiologie). Les individus unicellulaires se reproduisent plus vite que les formes complexes, c'est une évidence. La résilience aux extinctions peut se discuter, l'organisation complexe d'un individu le protège des variations de l'environnement, jusqu'à un certain point. Mais ces individus seront toujours plusieurs ordres de grandeur moins nombreux que ceux d'une espèce unicellulaire. Or tous les indicateurs concernant les risques d'extinction, très suivis dans la crise actuelle de la biodiversité, mettent en avant l'abondance des populations comme facteur clé dans la survie d'une espèce (notion de population minimale, e. g. Soulé, 1987 ; Kunin & Gaston, 1997).

Par la force des choses, d'autres explications ont été proposées, plus ou moins conciliables avec la sélection naturelle. Elles s'inscrivent dans le contexte de la présence ou l'absence d'avantages chez les organismes complexes, avantages qui seraient liés soit à la fitness des individus soit aux possibilités de diversification et d'extinction des populations et des espèces (macroévolution). Les premières formes de vie sont simples, il ne peut en être autrement d'après les lois physico-chimiques. À partir de là, nous pouvons envisager une augmentation de la complexité sans qu'elle apporte de bénéfices tangibles aux organismes. Si la complexité est libre d'évoluer (selon un modèle neutre, la dérive génétique par exemple), et elle le fait à partir des individus les plus simples, une seule voie est ouverte, celle de l'augmentation de la complexité et dans le même temps, de la diversité. Il s'agit d'une diffusion passive, à partir d'une borne basse, suggérée par Gould (1988 b) et formalisée par McShea & Brandon (2010 voir aussi McShea, 2017 ; Bromham & Cardillo, 2019).

5. 7. 2 La règle de Cope

La règle de Cope s'inscrit dans la perspective d'une diffusion passive évoquée ci-dessus et selon Kurtén (1953), cette loi issue d'observations paléontologiques, notamment sur les fossiles de chevaux, ne le cède en importance qu'à la loi de Dollo (1893) qui prétend établir l'irréversibilité de l'évolution. Edward Drinker Cope (1840-1897) découvre la tendance des

lignées animales à évoluer vers des tailles plus grandes au cours du temps (Cope, 1896), l'évolution des chevaux qui commence à l'Éocène (-50 Ma) avec *Eohippus* (de la taille d'un renard) est emblématique de cette tendance (e. g. Legendre, 1989 ; MacFadden, 2005). Pendant ce temps, Stanley (1973) établit l'existence d'une borne basse des tailles, à partir de laquelle les organismes évoluent vers des tailles plus élevées, peut être jusqu'à une hypothétique taille maximale. Précisons qu'il s'agit d'une tendance statistique qui n'exclut pas de possibles retours en arrière. Stanley (1973) affirme que la règle de Cope ne peut pas s'expliquer par des avantages intrinsèques aux tailles. En revanche, les espèces à l'origine d'une nouvelle lignée sont généralement de petite taille (de plus petite taille que la taille moyenne actuelle du groupe). Cette tendance n'est pas restreinte aux Equidae ou aux mammifères, elle se vérifie aussi dans des groupes animaux beaucoup plus larges, tels que l'ensemble des animaux marins, depuis le Cambrien jusqu'aux faunes actuelles (Heim et al., 2015).

La diversification s'effectue essentiellement vers des tailles plus grandes, seule direction possible car la voie des petites tailles est généralement bornée par des contraintes structurelles. Par exemple, la taille des mammifères ne descend guère sous trois grammes, le métabolisme endothermique génère des contraintes liées au rapport surface/masse qui dicte les pertes d'énergie, importantes chez un petit endotherme présentant de ce fait un rapport surface/masse considérable. En quelque sorte, l'explication de Stanley ou de McShea est neutre sous l'angle de la sélection naturelle, elle n'évoque à aucun moment un avantage relatif lié à la taille mais une dispersion à partir d'un seuil bas qui ne laisse qu'une direction ouverte à l'évolution du groupe, l'augmentation des tailles dans ce cas où la complexification des organismes dans un cadre plus général.

5. 7. 3 Conclusion

L'origine de la vie sur terre est loin d'être comprise mais des avancées significatives se font jour, venant de multiples horizons, recherches empiriques et expérimentales, paléontologiques ou théoriques (e. g. recherches sur les transitions de phases). Dans les traces de Smith & Morowitz (2016), nous pensons que l'émergence de l'individualité est un jalon majeur dans la distinction du monde abiotique de la biosphère. C'est une précondition à la mise en route de l'évolution, en particulier à l'évolution darwinienne. Comme l'affirment Margulis & Sagan (1995), le vivant ne peut être défini qu'en rapport avec la totalité de la biosphère, les transferts d'énergie reliant chacun de ses éléments maintiennent l'ensemble dans un

équilibre dynamique, ou évolutif si l'on préfère, la complexité qui en résulte peut être considérée comme reflétant des modifications successives de la circulation de l'énergie à travers le vivant. Les individus (et les espèces) sont les unités temporairement stables qui jalonnent cette circulation, le maintien de cette stabilité pose des problèmes récurrents qui s'accroissent avec l'augmentation de la complexité. Des structures résilientes apparaissent (nous en avons détaillées quelques-unes), souvent sous l'effet de la sélection stabilisatrice et le paradoxe ici est que ces mêmes structures sont aussi celles qui vont permettre aux variations de s'exprimer et de produire les changements évolutifs, les innovations et au final des individus de plus en plus complexes.

Variations génétiques, moteur de l'évolution

Toutes les espèces et populations recèlent une abondante variation génétique qui entraîne les changements évolutifs, moteurs de la diversité biologique. Cette variation provient, pour l'essentiel, de mutations et de recombinaisons du matériel génétique. Les principes premiers de la génétique Mendélienne nous apprennent que les changements évolutifs sont la conséquence des mutations et des modifications de la fréquence des allèles. Le processus de l'évolution tient dans les changements du génome, ils peuvent initier des modifications dans l'assemblage des protéines qui, dans certains cas, se traduisent par des changements du phénotype. La sélection naturelle agit sur ces variations et, en principe, elle ne retient que celles qui apportent un bénéfice aux organismes. Dits de cette façon, les faits semblent simples mais ils ne le sont pas, comme chacun l'imagine. Par exemple, tout épisode évolutif recouvre une intrication de changements, les mutations, les recombinaisons de chromosomes, la dérive génétique et l'échantillonnage au hasard des **gamètes** au cours des générations. Il est maintenant bien connu que la plupart des mutations de l'ADN sont neutres, i. e. elles n'ont pas d'autre effet que de changer la séquence des nucléotides dans l'ADN, sans conséquence sur le phénotype. Le rôle quasi exclusif du matériel génétique et de l'ADN, en particulier dans l'origine des variations, est remis en cause par certains biologistes, avec notamment les études concernant l'épigénétique (d'après une définition de l'Inserm, l'épigénétique correspond à l'étude du changement dans l'activité des gènes, sans modification de la séquence d'ADN et pouvant être transmise lors de la division cellulaire). Nous limiterons cet exposé à une revue des principaux modes d'évolution du matériel génétique et tenterons de discerner l'importance relative des différentes modalités de la variation.

6. 1 « Plusieurs formes de mutations »

6. 1. 1 Mutations ponctuelles

La reproduction d'une cellule nécessite la copie de son ADN pour ensuite se diviser, les deux cellules filles héritant chacune d'une copie du **génome**. Ce cycle de vie est source de mutations, notamment à la suite d'erreurs dans la réplication de l'ADN ou de problèmes lors de la **ségrégation** des deux copies du génome, chacune destinée à l'une des deux cellules filles. Pour être plus précis, lorsque la réplication de l'ADN est complète, les deux copies du génome doivent être partagées également entre les deux cellules filles, elles reçoivent chacune un génome complet. Ce processus est appelé **ségrégation chromosomique**. Chez les espèces **diploïdes** (possédant deux jeux de **chromosomes**), des erreurs dans la ségrégation des chromosomes peuvent produire des cellules filles avec un nombre différent de chromosomes (**aneuploïdie**). Ces erreurs interviennent surtout durant la **méiose**, mécanisme lié à la reproduction sexuée et qui permet d'obtenir des cellules reproductrices (**gamètes**) ne contenant qu'un seul jeu de chromosomes (**haploïdie**). Les mutations peuvent aussi intervenir en dehors des événements liés à la reproduction du matériel génétique, par exemple sous l'effet d'agents mutagènes présents dans le milieu extérieur. Les mutations sont un des ressorts majeurs de la biologie évolutive et chacun pourra trouver des explications détaillées dans tout manuel consacré à la biologie générale ou à l'évolution. La forme la plus simple de mutation est la mutation ponctuelle qui consiste en une altération d'une ou de quelques paires de **nucléotides** dans la séquence de l'ADN. Comme la spécificité d'un segment d'ADN réside dans l'ordre de la séquence des paires de nucléotides qui se traduisent notamment sous la forme de protéines spécifiques, on conçoit qu'une modification de cette séquence puisse conduire à des modifications de la séquence des acides aminés de la protéine et donc de son bon fonctionnement. Une mutation ponctuelle intervient quand une **paire de bases** change pour une autre paire de bases au niveau d'une seule position dans la séquence d'ADN. Rappelons qu'il existe deux types de bases dans l'ADN, les purines avec la Guanine (G) et l'Adénine (A) et les pyrimidines avec la Cytosine (C) et la Thymine (T). Il y a donc 12 types de mutations ponctuelles possibles, chaque base pouvant être échangée avec l'une des trois autres bases.

Anémie falciforme : Bien que les mutations ponctuelles ne changent qu'une seule base dans la séquence du génome, les conséquences peuvent être dramatiques. C'est le cas d'un simple remplacement de A par T dans la séquence d'ADN codant la protéine β **globine**, composant majeur de l'hémoglobine des globules rouges du sang des vertébrés. La mutation au

niveau de l'ADN entraîne la substitution d'un acide aminé (Valine) par un autre (Acide glutamique) dans la séquence de la protéine β globine. Dans la forme **homozygote** de la mutation (la personne détient deux allèles anormaux, les deux chromosomes homologues portent la mutation, il s'agit des chromosomes 11) les patients souffrent de l'anémie falciforme (ou drépanocytose), maladie redoutable sévissant principalement en Afrique et en Asie (Moyen-Orient et Inde). La maladie provoque une déformation des globules rouges qui s'allongent et deviennent rigides (globules falciformes) et risquent d'obstruer la circulation du sang au niveau des capillaires sanguins. Tout un cortège de troubles chroniques accompagne cette affection, dont des lésions de la rate causées par son rôle dans l'élimination des globules rouges défectueux.

Dans la version **hétérozygote** de la mutation (un seul des deux chromosomes homologues porte la mutation, un seul allèle anormal est présent), l'anémie falciforme ne se manifeste pas. Sous cet aspect, les porteurs sains (hétérozygotes) sont relativement protégés contre la malaria (ou paludisme), maladie infectieuse due au *Plasmodium falciparum* et transmise par des moustiques (voir 8. 7. 3). L'avantage relatif des porteurs hétérozygotes peut expliquer le maintien de la mutation et donc de l'anémie falciforme dans les régions où sévit le paludisme. On parle de polymorphisme génétique équilibré, la sélection naturelle maintenant un équilibre entre l'avantage des individus hétérozygotes et les atteintes des homozygotes. Haldane (1949) a, le premier, émis l'hypothèse d'une protection apportée par l'anémie falciforme contre le paludisme, sur la base de la distribution géographique concordante de ces deux maladies.

6. 1. 2 Autres formes de mutations

D'autres types de mutations font intervenir l'i**nsertion** ou la **délétion** de paires de bases de longueur variable. Les **réarrangements** de l'ADN résultent de mutations qui ne changent pas le nombre de bases d'une séquence mais celle-ci peut être inversée ou échangée avec une autre séquence pouvant venir d'un autre chromosome (**translocation**). Ces mutations n'ont généralement pas de conséquences immédiates sur le phénotype. Mais des problèmes peuvent apparaître lors de la **méiose.** Quand un chromosome présente une **inversion** ou une translocation, absente chez le chromosome homologue, la phase d'appariement des chromosomes homologues lors de la méiose peut être contrariée et aboutir à des **délétions**. Il n'est donc pas rare, pour des individus porteurs d'inversions ou de translocations d'être partiellement ou complètement stériles (Morin et al., 2017). Si une séquence d'ADN est copiée

et insérée ailleurs dans le génome, il s'agit d'une **duplication**. La séquence est alors présente dans son lieu d'origine mais aussi dans une autre région du génome. Des chromosomes entiers ou même l'intégralité du génome peuvent être dupliqués. La duplication d'un seul chromosome mène à une **trisomie**, une des paires de chromosomes homologues du génome se voit ajouter un chromosome, il y a alors trois chromosomes homologues au lieu d'une paire (**aneuploïdie**). Chez l'homme, qui possède 23 paires de chromosomes, ce changement a des conséquences catastrophiques, entraînant une létalité prénatale ou peu après la naissance. La seule exception se trouve dans la trisomie 21, cause du syndrome de Down. Cependant, les conséquences d'une duplication, même celle de la totalité du génome, ne sont pas toujours négatives suivant les organismes concernés. Par exemple, la **polyploïdie** chez les végétaux (le fait de posséder un patrimoine chromosomique au moins égal à trois lots complets de chromosomes, ou plus) est souvent un facteur conduisant à la spéciation (voir 8. 6. 1). Il existe aussi des éléments mobiles dans l'ADN, les **transposons** qui consistent en une séquence d'ADN capable de se déplacer dans le génome. Chez les **procaryotes**, les transferts horizontaux de matériel génétique entre individus, pouvant appartenir à des taxons différents, sont la règle plutôt que l'exception.

Les gènes ont été longtemps considérés comme des entités stables et disposées dans un ordre précis sur les chromosomes. Barbara McClintock (1950) bouscule cette vision et découvre que des éléments d'ADN mobiles peuvent se déplacer dans le génome (les **transposons** ou éléments transposables). Plusieurs types de transposons existent et leur effet sur l'activité du génome est variable. L'insertion d'un élément transposable dans une région codante du génome peut prévenir en partie sa **transcription** ou déclencher des actions indirectes, telles que de changer le niveau de transcription des gènes. En raison de la présence de **promoteurs** et d'éléments d'**épissage**, les transposons peuvent participer à l'évolution de gènes nouveaux ou à leur mode d'expression. Les transposons occupent une partie substantielle du génome, notamment chez les mammifères où ils forment plus de 50 % de la chaîne d'ADN. Les différentes fonctions des transposons ne sont pas toutes éclaircies et certaines sont même contestées (Bourque et al., 2018), bien que dans la publication du projet ENCODE (2012), il est affirmé que 80 % du génome est fonctionnel. Par exemple, Lynch et al. (2015) ont montré que d'anciens éléments transposables ont permis des modifications de la régulation de l'utérus durant l'évolution de la gestation chez les mammifères.

6. 1. 3 Causes des mutations et réparations de l'ADN

Lorsque l'ADN est copié, l'**ADN polymérase** (enzyme intervenant dans la réplication de l'ADN) ne reproduit pas toujours parfaitement la séquence originale et des substitutions de bases surviennent. Des causes externes à la réplication de l'ADN provoquent aussi des altérations de sa séquence, telles que des composés chimiques ou des agents issus de processus cellulaires. Ces mécanismes fragilisent certainement la stabilité du génome mais pour de nombreux auteurs, ils ouvrent une voie assurant une nouvelle source de variations pour l'évolution, liée cette fois à des processus autres que les variations aléatoires du génome mais relevant plutôt du milieu cellulaire et même du contexte extérieur. Ces faits évoquent immanquablement la théorie de « l'hérédité des caractères acquis », revisitée par les recherches en épigénétique et que nous commenterons plus loin. Quoi qu'il en soit, les erreurs lors de la réplication de l'ADN sont de l'ordre de 1/plusieurs milliers de paires de bases. Deux mécanismes principaux permettent de détecter et de corriger les erreurs lors de la réplication. Leur action est fondée sur un principe simple : partout où une erreur se produit dans l'ordre d'insertion d'une base, ou si des bases supplémentaires sont insérées ou au contraire sont omises, la structure normale de la double hélice d'ADN est déformée.

Prenons l'exemple de la bactérie *Escherichia coli.* Elle reproduit son ADN avec une remarquable précision, i. e. moins d'une erreur pour chaque billion (10^9) de nouveaux nucléotides incorporés, ceci à une vitesse surprenante. *Escherichia coli* duplique son génome en 40 minutes (sa taille est de 4,6 Mb, avec Mb = 1 million de paires de bases), près de 2000 nucléotides sont inclus par seconde (Cooper & Helmstetter, 1968 ; Shapiro, 2011). Ce taux d'erreur étonnamment bas résulte de mécanismes qui contrôlent les séquences produites par l'ADN polymérase, détectent les erreurs et les corrigent. La précision de la duplication ne dépend pas seulement de l'ADN polymérase, celle-ci agit avec une précision de 1 erreur/100 000 (10^5) nucléotides (Kunkel & Bebenek, 2000). Plutôt impressionnant rapporté aux standards des objets manufacturés mais la précision de l'ADN polymérase seule est au moins de 4 ordres de grandeur moins précise que le résultat final de la réplication.

La première étape de la correction intervient durant la polymérisation quand un nucléotide incorrect a été incorporé dans la nouvelle chaîne d'ADN. Une distorsion est alors produite dans la chaîne en formation. L'ADN polymérase détecte le problème et interrompt la polymérisation. Durant cet arrêt, l'appareil de la réplication enlève la base fautive qui à ce moment se trouve à la fin de la séquence en voie de synthèse, la distorsion de la chaîne disparaît et la polymérisation reprend avec le remplacement du nucléotide incorrect. Ce processus est connu comme la correction sur épreuves

(*proofreading DNA replication*). Dans ce cas, la polymérase elle-même détecte l'erreur et la corrige, pour plus de détails voir Rennie, 1991 ; Fazlieva et al., 2009 ; Ibarra et al., 2009. Le proofreading augmente la précision de la réplication de 100 à 1000 fois.

La deuxième étape, appelée réparation des mésappariements (*mismatch repair*), est destinée à réparer les erreurs qui auraient échappé au proofreading. Cette fois, ce sont des protéines qui explorent la chaîne d'ADN nouvellement synthétisée et s'attachent aux régions où la double hélice d'ADN est déformée. Une des protéines clive la chaîne d'ADN de chaque côté du nucléotide fautif. D'autres protéines enlèvent un fragment de la nouvelle chaîne portant le nucléotide erroné et le remplacent par une autre chaîne exempte d'erreurs. L'efficacité de ce mécanisme avoisine 99 %, augmentant à nouveau de 100 fois l'efficience de la réplication, ce qui amène à une précision finale et remarquable de moins d'une erreur par billions (10^9) d'incorporations (e. g. Modrich & Lahue, 1996 ; Jiricny, 2006).

Le mécanisme de réplication et de correction *d'Escherichia coli* et des autres bactéries se retrouve, en version amplifiée, chez les eucaryotes. Le nombre d'ADN polymérases et de protéines destinées à la transcription et à la correction est considérablement plus élevé. Ce système joue un rôle déterminant dans nos propres cellules et des défections dans ces mécanismes peuvent aboutir au développement de cellules cancéreuses (e. g. Modrich & Lahue, 1996 ; Peltomaki & de la Chapelle, 1997 ; Kunkel & Erie, 2005). Le processus, comportant plusieurs niveaux de vérifications, semble inhérent au fonctionnement des systèmes biologiques. Des erreurs sont admises dans les premiers stades de la synthèse de nouveaux composants, puis elles sont corrigées selon une séquence de deux ou plus interactions qui, à chaque fois, augmentent l'efficience du processus de construction. Ce système, à la fois souple et exact, permet de nombreux ajustements qui n'entament pas le fonctionnement des structures et autorise la diversification et la complexité du vivant. Dans son article dédié à l'intelligence artificielle et à des applications possibles en biologie, Jamshidi, 2003, préconise l'utilisation de réseaux dits neutres, par opposition à des programmes qui opèrent sous le contrôle d'une unité centrale et qui gardent l'information dans une seule unité de mémoire. Les réseaux neutres sont composés de nombreuses unités simples, opérant en parallèle. Les connexions entre ces éléments déterminent largement la fonction de l'ensemble et, de plus, ces réseaux peuvent évoluer vers des niveaux plus complexes en modifiant le nombre et le sens des connexions.

6. 2 « Variations dues à la reproduction sexuée, les recombinaisons »

Chez les espèces qui se reproduisent sexuellement, beaucoup de variations génétiques entre les individus résultent des recombinaisons apparues lors de la reproduction. Par définition, la reproduction sexuée mélange l'ADN de deux gamètes **haploïdes** (1 n) dans une cellule œuf, **diploïde** (2 n), qui donne naissance à un nouvel individu. Si les cellules d'un organisme diploïde contiennent 8 chromosomes au total, l'assortiment chromosomique consiste en 4 paires de chromosomes dits homologues. Dans chaque paire, un chromosome est issu d'un individu de sexe femelle, l'autre de sexe mâle. La reproduction sexuée commence par la production des cellules sexuelles haploïdes lors de la méiose. Au cours de celle-ci, une étape consiste dans le dédoublement des chromosomes homologues et ensuite dans leur alignement. Les chromosomes alignés peuvent alors échanger du matériel génétique à travers un processus appelé **crossing-over**. Avant la méiose, le matériel génétique présent sur un des chromosomes homologues vient d'un seul parent. Après, un chromosome recombinant peut contenir de l'ADN des deux lignées, source de variations. Les chromosomes se séparent ensuite, durant les deux étapes de division qui aboutissent à la formation de gamètes haploïdes. La répartition des chromosomes homologues ou recombinants dans les gamètes se fait au hasard, ce qui génère un vaste éventail de variabilité génétique, avec la contrainte que l'un des membres de chacune des paires de chromosomes soit présent dans le gamète.

Tout dans la reproduction sexuée semble donc être dirigé vers la production de variation génétique. Nous verrons plus loin (chapitre 7, le sexe), que là encore, les choses peuvent être beaucoup plus complexes que ce qu'elles paraissent.

6. 3 Transmission horizontale de l'ADN

Dès l'origine de la biologie moléculaire, les chercheurs constatent que l'ADN peut passer d'une lignée à une autre par un mécanisme appelé transfert latéral (ou horizontal) des gènes. Il revient à Oswald Avery et à ses collègues d'avoir apporté la première preuve solide du rôle de l'ADN en tant que porteur de l'information héréditaire, après son identification par Frederick Griffith en 1928. Avery et al., 1944, comprennent que l'ADN est le « principe transformeur » qui transmet les caractères de la virulence, à partir de bactéries pneumocoques mortes vers des bactéries vivantes et non virulentes de la même espèce. Les détails de cette transmission de l'ADN vers *Streptococcus pneumoniae* et d'autres espèces de bactéries sont maintenant parfaitement connus (Tortosa & Dubnau, 1999). Les bactéries peuvent échanger de l'ADN entre membres de la même espèce ou avec d'autres lignées par un processus

appelé **conjugaison** mais aussi intégrer de l'ADN extracellulaire présent dans le milieu. Un exemple bien étudié de transfert latéral de gènes consiste dans la transmission (particulièrement dans les hôpitaux) des gènes de résistance aux antibiotiques entre différentes espèces de bactéries. Le même système permet aussi le transfert d'ADN des bactéries vers des cellules eucaryotes, celles de champignons, de plantes et d'animaux.

6. 3. 1 Résistance aux antibiotiques et transfert horizontal d'ADN

L'introduction de quantités massives d'agents chimiques antibactériens dans l'environnement humain et animal constitue une modification majeure dans la biologie des bactéries. Sans surprise, les bactéries ont développé une résistance qui, aujourd'hui encore, menace l'efficacité des traitements. Pour quelques antibiotiques, comme la streptomycine, une seule mutation peut produire la résistance (Gorini, 1996). Pour la plupart, des antibiotiques des mutations multiples chez la bactérie sont nécessaires pour obtenir une résistance significative. En général, l'accroissement de la résistance par le moyen des mutations retarde la croissance des bactéries. Certainement influencées par cette constatation qui relève d'un trade-off, en 1967 les autorités sanitaires américaines assurent que « la guerre contre les maladies infectieuses est gagnée » (Fauci, 2001). Un seul problème affecte cette affirmation, elle est fausse. L'histoire des infections permet à chacun de le constater. Dans les hôpitaux, la résistance aux antibiotiques progresse rapidement, l'introduction de nouveaux antibiotiques est bientôt suivie par l'émergence de lignées résistantes. Des chercheurs japonais ont expliqué cette évolution rapide. Plutôt que de devenir résistante par l'effet de mutations, les bactéries acquièrent des éléments de génome transmissibles, venus d'autres individus, codant éventuellement pour de nouvelles activités biochimiques capables de bloquer l'effet des antibiotiques (Watanabe & Fukasawa, 1961 ; Watanabe, 1963).

Cette étude sur la transmission génétique de la résistance aux antibiotiques a mis définitivement en lumière l'importance des transferts horizontaux d'ADN.

6. 3. 2 Évolution des cellules et transfert horizontal des gènes

Carl Woese (2002) a émis une hypothèse fondée sur la dynamique des transferts horizontaux de gènes pour comprendre l'évolution des premières cellules, présumées simples et peu organisées, jusqu'aux cellules complexes que nous connaissons. Ce passage vers les cellules modernes est certainement un des problèmes les plus délicats, ouvert dans le champ de la biologie évolutive (e. g. Brenner, 1998). L'expérience apprend que le complexe découle du simple et les biologistes ont endossé ce principe dans le cas des cellules modernes mais cela ne nous dit rien sur les précurseurs de ces cellules. La première étape de l'évolution de la cellule débute avec le monde de l'ARN, cet acide nucléique peut générer des peptides et l'énergie nécessaire est fournie grâce à l'établissement de réseaux métaboliques (voir 5.

2). Selon Woese (2002), les innovations nécessaires pour établir la cellule moderne, avec son cortège de réactions gouvernées par des enzymes protéiques, seraient impossibles à obtenir avec la seule diversité génétique disponible dans les lignées actuelles, limitée dans ses interventions. L'évolution de la cellule primitive se développe dans un contexte où de nombreux types cellulaires primitifs coexistent, présentant une diversité génétique considérable, échangeable entre individus grâce au transfert horizontal des gènes. L'évolution de la cellule moderne commence selon un mode collectif, et les innovations éventuelles peuvent être partagées grâce aux échanges horizontaux. Les cellules primitives sont capables d'intégrer le matériel génétique exotique grâce à leur organisation simple et malléable. Ces capacités sont toujours présentes chez les bactéries actuelles.

À partir d'un certain degré de complexité des cellules ou des lignées, les échanges génétiques horizontaux se tarissent, la diversité génétique des espèces se trouve étroitement limitée, cela étant à la fois la condition et le résultat de l'établissement de la complexité qui ne peuvent se maintenir que dans un contexte génétique relativement stable.

6. 4 « Théorie synthétique de l'évolution et variation génétique »

6. 4. 1 Lamarck & Darwin

La théorie synthétique de l'évolution présume que mutations et sélections sont des processus cloisonnés. Les variations sont produites indépendamment de leurs conséquences sur la fitness des organismes. Ensuite, la sélection naturelle ou d'autres forces agiront sur les variations, cause des adaptations. Ceci n'a pas toujours été accepté et d'ailleurs des voix discordantes se font toujours entendre. La théorie de la transmission des caractères acquis de Jean-Baptiste Lamarck (1815-1822) assure que des caractéristiques développées au cours de la vie des parents peuvent être passées à leurs descendants. Dans une lecture « moderne » de la théorie, les caractères acquis par les parents produisent des changements génétiques chez les enfants, ce qui constitue l'axiome principal de l'épigénétique. Darwin admet et même théorise les thèses de Lamarck mais, dans le même temps et alors qu'il formalise sa théorie de l'évolution par la sélection naturelle, il affirme que les changements adaptatifs résultent de la sélection naturelle agissant sur de très nombreuses variations dues au hasard et de faible ampleur. Voici ce qu'il écrit dans le chapitre 6 de l'origine des espèces : « S'il peut être démontré qu'un organe complexe existe et qu'il ne s'est pas formé par l'accumulation de nombreuses et faibles modifications, ma théorie s'effondrerait. Mais je n'ai pas connaissance d'un tel cas ». Avec la découverte de l'ADN en tant que

mémoire moléculaire des organismes dans les années 1940-1950, la nature contingente des variations reçoit une nouvelle confirmation, résultat des inévitables erreurs dans le processus de réplication.

Pendant ce temps, des théories dérivées plus ou moins directement du Lamarckisme subsistent, à vrai dire elles restent minoritaires et sans beaucoup d'arguments nouveaux venant les appuyer. Mais aujourd'hui, la preuve de la transmission « épigénétique » d'informations issues de l'environnement extérieur vers des complexes d'ADN ou d'ARN d'un organisme suscite un véritable regain des recherches (e. g. Holliday, 1989 ; Craig et al., 2002). D'autre part, des auteurs comme Shapiro (2011) soutiennent que des processus cellulaires modifiant temporairement le fonctionnement du génome pourraient aussi être la source de nouveautés évolutives. Ces processus peuvent-ils aussi modifier durablement l'organisation du génome ? En d'autres termes, la cellule peut-elle réécrire son génome ? (Bhardwaj et al., 2010). Ce sujet sera repris plus loin.

6. 4. 2 Le dogme central de la biologie moléculaire

Francis Crick publie les idées qui définissent le dogme central en 1958, il s'agit de rassembler les connaissances nouvelles au sujet de la synthèse des protéines. L'ADN détermine la structure des protéines, qui, elles, déterminent le phénotype des cellules et de l'organisme. Selon Crick (1958), la transmission de l'information dans la cellule suit un schéma linéaire et hiérarchique, basé sur les séquences de nucléotides de l'ADN → ADN (durant la réplication) → ARN → protéines (durant la synthèse des protéines). Dans les années 1970, Crick revisite sa formulation unidirectionnelle à la lumière des travaux de Temin & Mizutani (1970) et de Temin (1972) qui montrent que la **transcriptase inverse** (une enzyme) peut copier de l'ARN en ADN. Crick admet alors une nouvelle flèche dans son schéma, cette fois en direction inverse, de l'ARN vers l'ADN. Cependant, il précise que l'idée d'un transfert de l'information des protéines vers le matériel génétique est inacceptable (Crick, 1970).

Clairement, dans le modèle de la transmission de l'information, tel que défini par Crick, les acides nucléiques détiennent l'information et les protéines exécutent les instructions spécifiées par le code. Dans ces conditions, il n'y a pas de place pour une influence du phénotype ou du milieu extérieur sur le code génétique. Aujourd'hui, des exemples de protéines intervenant sur la séquence d'information de l'ADN ou de l'ARN sont connus (e. g. réparation SOS des bactéries). Les protéines et d'autres molécules peuvent aussi modifier l'expression des gènes. Selon Shapiro (2011), ces données,

relativement nouvelles pour certaines « ébranlent les fondations intellectuelles du dogme central de la biologie moléculaire ». Nous reviendrons sur ces affirmations plus loin dans ce chapitre (voir 6. 8).

6. 4. 3 Une approche expérimentale

Une expérience mise en œuvre par Salvador Luria et Max Delbrück (1943) aura une influence durable sur les questions évoquées ici. Une culture de bactéries sensibles aux bactériophages (virus infectant les bactéries) est développée dans un milieu liquide. Des volumes égaux du liquide de culture sont prélevés et la culture se poursuit dans des milieux séparés. Ensuite des volumes égaux des nouvelles cultures sont prélevés et transférés sur des boîtes remplies d'agar et contenant un virus (phage) capable d'infecter et de tuer les bactéries. Les boîtes sont mises en culture de telle façon que tout variant résistant de la bactérie puisse se développer et donner une nouvelle colonie. Le nombre de colonies sur chaque boîte est compté pour déterminer le nombre de bactéries résistantes dans chaque culture. Le développement des colonies résistantes ne peut être dû qu'à la sélection de bactéries portant une mutation conférant une résistance au bactériophage. Le point crucial est de déterminer à quel moment la mutation est intervenue. Si la mutation était déjà présente chez les bactéries avant le contact avec les phages, elle est certainement issue d'un processus aléatoire, tel que des erreurs lors de la réplication de l'ADN. Au contraire, si la mutation n'était pas présente avant l'inoculation par le phage, elle est apparue au cours de l'infection et donc probablement en rapport avec elle. Dans ce cas, il est logique de supposer qu'un facteur externe à l'organisme bactérien, le phage, déclenche une modification du génome de la bactérie et provoque l'apparition de la mutation. Ainsi, la mutation n'est plus le résultat d'un processus aléatoire mais d'un événement singulier exerçant la même influence sur l'ensemble des colonies bactériennes. Il reste à savoir quand la mutation est intervenue, avant ou après l'infection ?

Le raisonnement tenu par Luria & Delbrück (1943) est le suivant : si les mutations conférant la résistance sont produites après l'infection, chaque milieu de culture doit contenir approximativement le même nombre de colonies résistantes. Dans ce cas, les mutations sont induites par le contact avec le virus, celui-ci étant présent dans toutes les boîtes de culture, chacune d'elles doit contenir une quantité équivalente de bactéries résistantes. Dès lors, le nombre de mutations suit une loi de Poisson (fluctuations aléatoires autour d'une moyenne constante). Si les mutations sont apparues avant l'infection, donc issues d'un processus aléatoire, le nombre de colonies résistantes peut être très différent d'une boîte à l'autre (*jackpot pattern* selon

Luria & Delbrück). Chaque culture aura un nombre de mutants qui dépend du nombre de générations écoulées depuis l'origine de la mutation. Le résultat des expériences montre clairement le *jackpot pattern*, le nombre de colonies résistantes étant très différent selon les boîtes.

Cette expérience va marquer la communauté scientifique qui, dans sa grande majorité, considère qu'elle règle la question de l'origine des mutations. Celles-ci se manifestent indépendamment de leurs conséquences éventuelles sur la fitness. Mais des objections existent, comme celle, finalement assez banale, qui consiste à noter *qu'une expérience*, concernant *un seul cas précis*, ne peut être étendue à un ensemble de processus dirigeant les variations génétiques. De plus, l'expérience n'exclut pas de manière définitive la présence des deux types de mutations car celles présentes avant l'infection pourraient masquer l'effet de mutations générées par la présence du bactériophage et donc apparues après l'infection. De plus, le virus est presque inévitablement létal juste après l'infection, ce qui limite nettement les possibilités de mutations post-infection. Les résultats de l'expérience de Luria-Delbrück ont été surinterprétés selon Jablonka & Lang (1999) et Shapiro (2011) et c'est bien à cette constatation que mènent les restrictions notées ici.

6. 5 « Hasard et variation génétique »

6. 5. 1 Sewall Wright et la dérive génétique

Wright (1929) introduit le terme dérive génétique qui sera aussi connu sous le nom de Sewall-Wright effect. Il caractérise tout changement dans la fréquence des allèles comme une dérive guidée (sélection) ou une dérive aléatoire et Wright reconnaît l'importance des deux mécanismes dans la marche de l'évolution. Précisons cependant que le terme dérive génétique, dans son usage courant, est surtout employé pour désigner des phénomènes aléatoires. Wright s'oppose alors à Fisher qui ne ménage pas ses critiques. Dans l'optique de Fisher, l'évolution ne peut être qu'une avancée progressive, adaptative, dictée presque exclusivement par l'action de la sélection naturelle, thèse qui sera reprise par les fondateurs de la théorie synthétique de l'évolution (voir 10. 1). Celle-ci ne laisse qu'une place insignifiante à la dérive génétique et au hasard dans l'évolution. Motoo Kimura (1968) renouvelle le débat avec sa théorie neutraliste de l'évolution moléculaire qui affirme que la plupart des variations génétiques sont causées par la dérive génétique agissant sur des mutations neutres.

Ce thème est repris par Lynch (2007), il distingue quatre forces fondamentales à l'œuvre dans la marche de l'évolution : la sélection naturelle, les mutations, les recombinaisons et la dérive génétique. Une seule de ces forces, la sélection naturelle (ou sexuelle), peut mener aux adaptations, à la création de caractères phénotypiques complexes dont l'origine est liée à des variations génétiques. Les bases théoriques des changements dans la fréquence des allèles sont maintenant clairement définies, suite notamment aux travaux de Crow & Kimura (1970) et Bürger (2000). Les trois autres forces de l'évolution n'ont pas de valeur adaptative propre, leur origine ne dépend pas de l'environnement de l'individu (épigénétique exceptée), leur apparition découle de mécanismes aléatoires. Ensuite, elles pourront fournir les variations sur lesquelles la sélection naturelle agira, modifiant ainsi la fréquence des allèles dans le génome. Cependant, l'action de la sélection naturelle sur le génome peut être entravée dans de nombreuses circonstances, par exemple avec la variabilité du milieu extérieur ou dans les populations de petite taille. Ainsi, la fréquence des allèles peut être durablement modifiée par des processus purement aléatoires (e. g. dérive génétique).

La dérive génétique : ce n'est rien de plus que les fluctuations aléatoires de la fréquence des allèles qui résultent nécessairement de l'échantillonnage limité de combinaisons génétiques retenues à chaque génération. Plus clairement, les allèles présents chez un descendant sont un échantillon de ceux présents chez les parents et le hasard joue un rôle dans la transmission et la

répartition de ces allèles. La dérive génétique peut causer la disparition de certains variants mais aussi augmenter la fréquence d'allèles initialement rares. Si l'on considère, par exemple, un seul parent **hétérozygote** portant les deux allèles Bb et qui produit des descendants, la probabilité est de 50 % pour qu'un descendant hérite de l'allèle B et de 50 % pour qu'il hérite de l'autre allèle b, il est toujours hétérozygote Bb et, dans ce cas, il n'y a pas de changement dans la fréquence des allèles transmis des parents aux enfants. Mais il y a aussi une probabilité de 50 % pour que le descendant hérite du même allèle, il sera **homozygote** BB ou bb. Cependant, ceci n'est qu'une probabilité, des décalages dans la fréquence des allèles transmis sont possibles et, pour une période suffisamment longue, l'effet cumulatif de ces biais dans la transmission des allèles peut conduire à des différences prononcées dans la composition des allèles, voire à la perte ou au contraire à la **fixation** de certains allèles.

La dérive génétique réduit donc la variation génétique et la présence d'**homozygotes** dans le génome augmente. Mais cet effet dépend largement du temps écoulé et de l'importance de la population. La loi de **Hardy-Weinberg** peut s'appliquer dans le cas d'une population suffisamment importante, selon cette loi, la fréquence des allèles reste constante d'une génération à l'autre à moins d'une perturbation de l'équilibre par des migrations, des mutations ou la sélection. Au contraire, si la population est limitée, la dérive génétique se met en place et elle peut éventuellement influencer le cours de l'évolution.

Une analogie avec des boîtes de billes : tel qu'il a été exposé jusqu'ici, le mécanisme de la dérive génétique semble plutôt abstrait voire abscons, c'est pourquoi une illustration empruntée à Wikipedia peut être utile. Considérons vingt billes représentant vingt organismes dans une population. Une moitié des billes est rouge, l'autre est bleue, ceci pour représenter des allèles différents. Au début, les vingt billes sont dans une première boîte et une bille à la fois est transférée dans une seconde boîte. Dès qu'une bille est transférée dans la seconde boîte, elle est remplacée par une bille de même couleur dans la première boîte, de façon à ce que le nombre de billes soit toujours égal à vingt et que la répartition des couleurs soit conservée dans la première boîte (principe du tirage avec remise). Le processus se répète jusqu'à ce qu'il y ait vingt billes dans la deuxième boîte, ce qui équivaut à une deuxième génération. Les allèles dans la seconde boîte sont donc toujours représentés par les vingt billes de 2 couleurs différentes mais il y a très peu de chances de retrouver la proportion dix billes rouges, dix billes bleues, en général une couleur sera mieux représentée. Si le processus est répété à l'identique de nombreuses fois, le nombre des billes rouges ou bleues fluctue et cette

fluctuation aléatoire est analogue à la dérive génétique. Il est même possible, si on laisse un nombre suffisant de « générations » s'écouler, qu'une couleur ne soit plus prélevée, autrement dit un allèle est perdu définitivement dans la population, l'autre allèle étant fixé. Cette analogie nous montre aussi que la perte de diversité génétique est beaucoup plus probable pour une population réduite.

Ainsi, selon cette analogie, la probabilité d'éliminer définitivement un allèle (autrement dit une couleur) dès la première série de tirages avec remise (dès la deuxième génération) pour une population de vingt organismes (20 billes) est de $1/2^{20}$ i. e. pas plus d'une chance sur ~ 250 000. Pour une petite population, disons de 6 billes, 3 rouges, 3 bleues la probabilité d'éliminer définitivement une couleur dès la deuxième génération sera de $1/2^{6}$ i. e. une chance sur 64. Cet exemple confirme que dans les petites populations la fixation d'un allèle peut intervenir après seulement quelques générations. Précisons que, dans ce cas, la fixation n'est due qu'à des événements aléatoires. D'autre part, les fluctuations aléatoires ne peuvent conduire qu'à l'élimination d'allèles et non à leur remplacement, la dérive génétique pourrait amener la population vers l'uniformité génétique au cours du temps mais d'autres forces interviennent (e. g. mutations, recombinaisons, migration, sélection) et elles renouvellent constamment la diversité génétique.

6. 5. 2 Dérive génétique, hasard et sélection

La sélection favorise la diffusion des allèles ayant un effet favorable sur le phénotype donc des allèles qui augmentent la fitness de l'individu. Au contraire, la dérive génétique ne favorise aucun allèle, ceux qui viennent à être fixés le sont uniquement par le hasard. La dérive génétique peut donc s'opposer à l'action de la sélection dans le choix des allèles, ce qui dépend de la taille de la population et de l'intensité de la sélection (notée comme le **coefficient de sélection**). L'évolution non adaptative (évolution neutre), résultant de la dérive génétique et des mutations est un processus à prendre en considération, ces changements évolutifs se manifestent surtout dans les populations de petite taille ou isolées.

Population size matters (importance de la taille des populations) : prenons une nouvelle mutation, neutre pour la fitness de l'individu, quelle est sa probabilité de fixation dans le génome ? Soit une population de N individus, la fréquence initiale du nouvel allèle dans la population sera : $p_o = 1/2$ N. Pourquoi 2N ? : une population diploïde compte 2 copies du gène à chaque **locus** (2N apparaît car il y a deux copies du gène pour chaque individu). Le destin d'une mutation se répartit entre deux voies : soit elle disparaît de la

population, elle est éliminée (fréquence 0.0) ou elle se maintient et éventuellement parvient à la fixation (fréquence 1.0). Habituellement, la nouvelle mutation est éliminée rapidement mais dans quelques cas sa fréquence augmente. La probabilité pour qu'un allèle neutre se fixe s'exprime simplement. En l'absence de forces extérieures, telles que la sélection favorisant un allèle, la probabilité de la fixation d'un allèle neutre est égale à sa fréquence initiale, 1/2 N. La probabilité pour que l'allèle disparaisse de la population est de 1 – 1/2 N. Ainsi une faible fraction des nouvelles mutations est incorporée dans la population et cette fraction est inversement proportionnelle à N, la taille de la population, rappelons-le. Cependant, ce résultat doit être nuancé car le nombre de mutations dans une population est proportionnel à 2N, si la population augmente, le nombre de mutations augmente ce qui favorise la fixation de nouveaux allèles. En revanche, le temps de fixation d'un nouvel allèle est plus long dans les populations de large effectif et cela autorise l'action de la sélection naturelle. Si des mutations bénéfiques interviennent, leur probabilité de fixation augmente avec la taille de la population, alors que pour une mutation neutre la probabilité d'une fixation diminue avec l'augmentation de la taille des populations (Lynch, 2007). En d'autres termes, l'influence de la sélection naturelle sur les populations de faible effectif est limitée, résultat déjà connu depuis les travaux de Mayr (1942 ; 1963).

6. 6 Dynamique des réarrangements chromosomiques

Les organismes possèdent toute une panoplie de moyens pour répondre aux contraintes de l'environnement, ceci grâce à la variabilité de l'ADN. Au niveau des gènes, les adaptations font intervenir des changements d'ampleur limitée dans la chaîne des nucléotides (insertions de bases, délétions et substitutions) qui modifient l'expression des gènes, la structure des protéines et leurs interactions. Au niveau du génome, des réarrangements de grande portée ne sont pas rares (duplications, translocations, **aneuploïdie**) et leur rôle dans l'adaptation et la dynamique évolutive est maintenant reconnu (Nadeau & Jiggins, 2010 ; e. g. voir spéciation 8. 6. 1). De nombreuses études se portent sur les cellules de levure (*Saccharomyces cerevisiae*) et des réarrangements génétiques importants ont pu y être observés au cours de leur évolution en condition expérimentale. L'importance relative de ces réarrangements dans la dynamique évolutive reste discutée car ils s'accompagnent souvent d'un coût, tel que la mortalité des gamètes produits par les individus affectés (Argueso et al., 2009). Curieusement, chez la levure, les mutations de grande ampleur sont quatre fois plus fréquentes que les mutations ponctuelles (Lynch et al., 2008). Comme pour les autres types de mutations, celles ayant des effets marqués sont souvent dommageables et se trouvent éliminées rapidement de la population. Cependant, après seulement 5 à 100 générations des changements importants dans l'organisation des chromosomes des levures peuvent être détectés, indiquant que des mutations de grande ampleur facilitent les adaptations de la population (Selmecki et al., 2009). Dans la même veine, Levy et al. (2007) étudient une séquence du génome humain comprenant 2800 millions de bases. La comparaison de ce génome avec les références du centre d'information pour les biotechnologies humaines révèle quatre millions de variants dans l'ADN. Parmi ceux-ci, les variations autres que celles concernant le remplacement d'un seul nucléotide représentent 22 % de l'ensemble des variations. Mais rapportées au nombre de bases modifiées, elles représentent 74 % des changements. Les variations de grande ampleur constituent donc toujours une part significative des variations du génome humain.

6. 6. 1 Dans le canyon de l'évolution

Des lignées de levures collectées en milieu naturel, dans une région d'Israël appelée « Canyon de l'évolution », doivent s'adapter à toutes sortes de conditions stressantes telles que des radiations UV ou de hautes concentrations en métaux. Chang et al. (2013) étudient les modalités de l'adaptation de ces cellules soumises à de hautes concentrations en cuivre. Deux réarrangements chromosomiques majeurs contribuent à l'apparition d'individus tolérants. Ces réarrangements augmentent le nombre de copies de gènes régulant la présence de cuivre, spécialement le gène Cup2 qui est un activateur de la transcription (il active l'expression du gène Cup1 qui joue un rôle important dans la tolérance au cuivre). Les auteurs ont aussi testé la stabilité des réarrangements chromosomiques, lorsque les conditions de la sélection sont relaxées (e. g. niveau normal de concentration en cuivre). Les chromosomes réarrangés retournent alors dans leur configuration d'origine, ce qui montre que ces réarrangements peuvent procurer un mécanisme d'adaptation réversible aux cellules dans un milieu fluctuant. Ce processus est d'autant plus important que la variabilité est une condition normale de l'environnement, beaucoup plus que la stabilité. On trouvera une compilation des différents types de variations structurelles de l'ADN et de leurs effets dans Gorkovskiy & Verstrepen, 2021.

En conclusion, les réarrangements chromosomiques de grande ampleur peuvent rapidement changer le niveau d'expression de tout un ensemble de gènes (Chang et al., 2013). Cette flexibilité du génome permet aux organismes de s'adapter rapidement, et de façon réversible, aux variations de l'environnement. Dans ces conditions, il n'est pas étonnant que le taux de réarrangement des chromosomes soit plus important que le taux des mutations ponctuelles.

6. 6. 2 Duplication complète du génome (DCG)

Une des principales différences entre les vertébrés et les invertébrés consiste dans le nombre de copies des **Hox complexes** (gènes impliqués dans le développement embryonnaire). Beaucoup d'invertébrés ont un nombre de complexes inférieur à celui des vertébrés (e. g. *Drosophila melanogaster* en possède deux). Chez les vertébrés, il existe une grande diversité dans le nombre et l'organisation des gènes Hox : le groupe basal des **céphalocordés** (e. g. amphioxus, *Branchiostoma lanceolatum*) ne possède qu'un seul complexe, il y en a quatre chez les mammifères et la plupart des vertébrés, alors que les poissons osseux en possèdent huit et les salmonidés en ont

jusqu'à 13 (Wagner G. et al., 2003 ; Thomas-Chollier et al., 2010, Pascual-Anaya et al., 2013).

D'où viennent ces nouveaux Hox complexes ? La réponse unanime des généticiens est celle d'une duplication ou de plusieurs duplications du génome. L'intervention de ce même événement est aussi relevée pour d'autres sites du génome, tels que les circuits de **transduction** (transfert d'ADN). La source de ces amplifications est liée à des duplications complètes du génome (DCG). Dans son livre précurseur, *Evolution by gene duplication*, Susumu Ohno (1970) annonçait déjà l'intervention de deux épisodes de DCG au cours de l'évolution précoce des vertébrés. À strictement parler, on n'observe pas réellement la présence de ces DCG chez les vertébrés actuels. Il existe effectivement de nombreuses régions dupliquées dans l'ensemble du génome, qui pourraient résulter d'une série d'événements différents, de duplications séparées de divers segments du génome. Mais l'observation en temps réel de nombreux DCG et de leur rôle dans la spéciation est un argument essentiel qui montre leur importance dans l'évolution des adaptations, des innovations et de la complexité.

Exemples de Duplication complète du génome (DCG) : la levure *Saccharomyces cerevisiae* a dupliqué son génome il y a près de 100 Ma. Le génome complet de *S. cerevisiae* contient ~5000 gènes et il n'y a que 1120 paires de gènes dupliquées. Ainsi la majorité des gènes dupliqués lors du DCG est retournée à son nombre d'origine, effaçant en partie les effets du DCG (Wolfe & Shields, 1997). La préservation de certains gènes dupliqués peut avoir plusieurs explications : les deux copies du gène peuvent provoquer une augmentation de l'activité de ce gène et stabiliser son fonctionnement ; les gènes dupliqués peuvent aussi être préservés quand ils participent à la synthèse de différents éléments d'une protéine complexe, conservant ainsi la structure de cette protéine en cas de dysfonctionnement de l'un des allèles ; en dernier lieu, reste le rôle classique des duplications dans les innovations évolutives (voir 5. 5). Soulignons que ces fonctions ne s'excluent pas mutuellement. Ainsi, le dosage de l'activité génétique autorisée par la duplication des gènes leur permet d'être préservés assez longtemps avant un changement possible de fonction (Teichmann & Babu, 2004 ; Mattenberger et al., 2017).

Évolution d'une innovation, les organes électriques des poissons : de nombreux groupes de poissons possèdent des organes électriques capables d'émettre des décharges électriques dans leur milieu, décharges de puissances variables selon les espèces. Pour l'instant, nous nous intéresserons à deux groupes de **téléostéens** non apparentés, les Mormyridés africains (poissons-éléphants, e. g. *Gnathonemus petersii*) et les Gymnotidés d'Amérique du Sud

(poissons couteaux, e. g. *Gymnotus carapo*). Les décharges électriques de certains de ces poissons sont de faible intensité donc inoffensives et émises de façon continue. Un champ électrique se crée autour de l'animal, il peut être perturbé par certains objets ou mouvements et donne de précieuses indications sensorielles à ces poissons qui évoluent souvent en eaux troubles. Bien qu'issus de lignées distinctes, les Mormyridés et les Gymnotidés ont développé indépendamment des organes électriques semblables. Il s'agit d'une innovation majeure dans la communication. Les organes électriques sont directement dérivés des muscles squelettiques et montrent des similitudes remarquables chez les deux groupes de poissons. Ces organes se composent de nombreux **électrocytes** qui s'activent simultanément et produisent la décharge électrique. Celle-ci dépend de canaux empruntés par des ions Na^+ et l'activité électrique provient directement des propriétés de ces canaux.

Une duplication complète du génome des poissons est intervenue entre -226 et -316 Ma, suivie peu après par la radiation des téléostéens (Hoegg et al., 2004 ; Hurley et al., 2007). Plus de 100 Ma après cette duplication, les deux groupes de poissons électriques sont apparus indépendamment, à partir d'ancêtres dépourvus d'activité électrique. Grâce à la duplication, les téléostéens possèdent deux copies du gène Scn4a, respectivement Scn4aa et Scn4ab qui sont exprimées dans les muscles. Scn4aa et Scn4ab dirigent l'activité des canaux Na^+, notamment pour l'activation ou la désactivation des courants d'ions Na^+, actifs dans la fonction musculaire. Arnegard & al. (2010) ont montré que la copie du gène dupliqué Scn4aa avait perdu son activité dans le muscle pour être exprimée dans les organes électriques. Ce résultat peut expliquer l'origine parallèle de l'activité électrique dans les deux groupes de poissons, initiée par le même gène dupliqué Scn4aa. La duplication des canaux de sodium a certainement été nécessaire à l'évolution convergente des organes électriques. Le codage de ces organes par Scn4aa serait intervenu 100 millions d'années après la duplication des gènes. Or, habituellement, le temps moyen entre l'apparition d'un gène par duplication et son effacement est de 4 Ma (Lynch & Conery, 2000). Arnegard & al. (2010) pensent que le gène Scn4aa est intervenu, à côté de Scn4ab, dans le fonctionnement des muscles, ce qui lui a permis d'être conservé pendant toute cette période avant d'intervenir dans l'organisation des organes électriques. Cette nouvelle fonction de Scn4aa, apparue de façon indépendante dans deux lignées de poissons, illustre l'apport des duplications génétiques dans les innovations, même si une longue période (ici plus de 100 Ma) sépare la duplication et l'origine de l'innovation.

6. 7 « Les réseaux génétiques, neutralité et sélection »

Les travaux de Teissier (1954) ont apporté une des premières démonstrations expérimentales de l'influence d'un gène sur un autre gène. Parmi les nombreux résultats obtenus par Teissier grâce à l'expérimentation sur les drosophiles, à l'aide de cages de population, il montre que la fréquence de l'allèle **ebony** (e) par rapport à celle de son allèle normal (e+) diffère en fonction de la fréquence des allèles d'un autre gène, dit **vestigial** (vg), avec son allèle sauvage (vg+), les deux gènes étant, respectivement, sur le chromosome 3 (ebony) et 2 (vestigial). Lorsque la population de drosophiles est homozygote pour le gène vestigial (vg+/vg+), la fréquence de l'allèle ebony (e) se maintient à un niveau proche de 10 %, contre 90 % pour l'allèle normal (e+). Or, dans une population de drosophiles homozygotes pour l'allèle vg (vg/vg), la fréquence des allèles du gène ebony change, elle atteint 35 % pour (e) et 65 % pour l'allèle normal (e+). Ce résultat démontre clairement l'influence que peut avoir un locus du génome sur au moins un autre gène, situé sur un autre chromosome dans cette expérience. D'après Maxime Lamotte (1994), ce résultat, aussi important soit-il, est passé inaperçu en son temps. Il a depuis été confirmé par bien des travaux, notamment ceux de Dobzhansky, qui montrent des combinaisons d'influences entre différentes parties du génome, manifestation d'un tout extraordinairement complexe.

6. 7. 1 Plusieurs formes de réseaux

Comme son nom l'indique, le réseau génétique contient un ensemble d'informations sur l'activité d'un gène, les modalités prises par cette activité et ses circuits de régulation. Les interactions avec les autres gènes, impliqués ou non dans la même activité, viennent aussi s'imbriquer dans le réseau. Ainsi, si l'on veut comprendre le fonctionnement d'un gène, l'approche est à la fois individuelle et collective, en d'autres termes l'activité d'un gène influence le réseau génétique mais cette fonction doit s'intégrer dans l'ensemble des informations produites par le réseau génétique. Vaste programme, qui ne peut être compris qu'au prix de modélisations incluant de nombreuses simplifications. Voici quelques thèmes habituellement retenus dans cet ensemble Réseau de co-expression de gènes : il y a co-expression quand plusieurs gènes s'expriment dans des conditions similaires. Le réseau de co-expression de gènes est un graphe dont les nœuds (ils correspondent à un ou plusieurs gènes) reliés par un arc montrent s'il existe une relation significative de co-expression entre ces gènes. L'expression d'un gène désigne sa transcription et sa traduction en ARN messager et en protéines. Dans le réseau de co-expression, on cherche à identifier les niveaux de transcription de plusieurs gènes exprimés conjointement et qui augmentent et diminuent simultanément. L'identification de tels réseaux est intéressante car ils peuvent mettre en évidence des gènes contrôlés par le même programme de transcription ou qui sont fonctionnellement liés. Butte & Kohane (1999) sont les premiers à avoir défini ce concept.

Réseau de régulation génétique : réseau de régulateurs moléculaires qui interagissent pour diriger l'expression d'un gène. Ces régulateurs peuvent être de l'ADN, de l'ARN ou des protéines. Certaines protéines activent des gènes, ce sont les facteurs de transcription mais certains d'entre eux peuvent être des inhibiteurs (Latchman., 1996).

Réseau neutre (lié au phénotype) : Andreas Wagner (2011) propose une autre version du réseau génétique, comme étant l'ensemble des génotypes définissant le même phénotype (ou fonction). Les génotypes sont connectés dans un réseau suivant ce principe : chacun des génotypes du réseau peut, par une série de mutations de faible amplitude, se transformer en un autre génotype appartenant au réseau, lequel spécifiera la même fonction. Les deux expressions du réseau génétique qui précèdent dépendent du fonctionnement des gènes sans référence explicite au phénotype, contrairement à la définition de A. Wagner (2011). Cette définition s'appuie sur les rapports entre le génotype et le phénotype (ou la fonction) qui, au fond, se trouvent au cœur de la biologie évolutive. Ainsi A. Wagner utilise cette notion dans le but de

comprendre les innovations évolutives et ce qui va suivre se fonde largement sur ses travaux.

L'existence de réseaux génétiques est mise en évidence par Lipman & Wilbur (1991), Schuster et al., (1994), Schuster (2003). Le phénotype étudié par ces auteurs est celui de molécules d'ARN, plus particulièrement leur structure secondaire (dans l'espace). Ils montrent que des molécules d'ARN ayant la même structure secondaire peuvent avoir des séquences de bases différentes. De plus, des séquences différentes conduisant au même phénotype forment un large ensemble, à l'intérieur duquel chaque séquence peut donner une autre séquence par le simple changement de quelques nucléotides. Schuster et al. (1994) proposent le terme de **réseau neutre** pour les réseaux étudiés, il sera adopté ici.

6. 7. 2 Plusieurs solutions pour une même fonction

Circuits de régulation. Beaucoup d'organismes métabolisent le sucre galactose dont ils se nourrissent. Chez les levures *Saccharomyces cerevisiae* et *Candida albicans* trois des enzymes nécessaires à ce métabolisme sont régulées par des facteurs de transcription : leur expression s'accroît en réponse à la quantité de galactose. Chez *S. cerevisiae* cet accroissement est sous le contrôle de l'activateur de transcription Gal4p, qui se fixe sur une séquence spécifique, proche des gènes dirigeant le métabolisme. À l'opposé, chez *C. albicans*, Gal4p ne régule pas l'activité des trois enzymes du métabolisme du galactose mais c'est un régulateur transcriptionnel complètement différent qui le fait (Martchenko et al., 2007). Ce régulateur existe aussi chez *S. cerevisiae* et, curieusement, il n'intervient plus dans le métabolisme du galactose mais il régule des gènes investis dans les rapports sexuels. Enfin, il existe aussi une protéine proche de Gal4p chez *C. albicans* mais elle dirige des gènes n'ayant rien à faire avec le métabolisme du galactose. En résumé, la régulation du métabolisme du galactose est identique chez les deux levures mais ce sont des mécanismes très différents qui conduisent au même résultat i. e. à la même fonction. Des espèces intermédiaires entre ces deux levures montrent un mode de régulation impliquant les deux régulateurs, à mi-chemin entre les deux mécanismes vus ci-dessus (Martchenko et al., 2007). D'autres exemples de dispositifs de régulation différents menant au même phénotype abondent dans la littérature (voir références in A. Wagner, 2011), ils incluent aussi des organismes complexes tels que des insectes, des échinodermes ou des mammifères. Le thème commun consiste dans le fait qu'un ou plusieurs gènes produisent le même mode d'expression, en dépit d'une **régulation post-transcriptionnelle**

très différente. Une conséquence inévitable de cette organisation est qu'il existe beaucoup plus de circuits de régulation des gènes qu'il n'y a de phénotypes. Les circuits du réseau neutre de génotypes forment de vastes ensembles, intégrés dans des réseaux de génotypes codant pour différents phénotypes. Ces ensembles restent connectés, un seul changement, par exemple celui affectant un seul site de fixation d'un facteur de transcription, peut atteindre différents circuits (Ciliberti et al., 2007a,b).

Protéines, ARN et réseaux de génotypes. Le rôle des protéines dans une cellule est multiple, il est lié à leur forme, leur repliement dans l'espace. Plusieurs niveaux structurels interviennent, la séquence des protéines, assemblée à partir de 22 acides aminés, constitue la structure primaire, la structure secondaire amène un premier niveau de repliement et la structure tertiaire rapproche des segments quelquefois éloignés dans la structure secondaire. Comparé au nombre astronomique de séquences d'acides aminés possibles pour les protéines, le nombre des repliements observés est relativement modeste, pas plus de 20 000 selon A. Wagner (2011, voir références associées). La fonction de la protéine dépend de sa conformation dans l'espace.

La structure de l'ARN est aussi un objet d'étude fondamental, l'ARN étant impliqué dans une multitude de processus biologiques (Alberts et al., 2008). Comme chez les protéines, la séquence de l'ARN, assemblée à partir de 4 nucléotides, forme des structures secondaires et tertiaires. Des structures comme celles de l'**ARN messager** (ARNm) ont été particulièrement conservées au cours de l'évolution. Des espèces très différentes renferment des ARNm dont la séquence de nucléotides diverge nettement, alors que la structure secondaire est conservée, la sélection naturelle étant certainement responsable du maintien de l'organisation (Doudna, 2000). À propos des protéines, les structures tertiaires de **globines** (protéines liées à l'hémoglobine) venant d'espèces éloignées sont très similaires, alors que leurs structures primaires (alignement des acides aminés) apparaissent très dissemblables. Par exemple, les structures tridimensionnelles de l'hémoglobine de la baleine et de l'hémoglobine d'un bivalve marin, la palourde (*Lucina pectinata*), peuvent être superposées presque exactement (Rizzi et al., 1994). Cette similitude dans les structures et les fonctions s'oppose radicalement à la grande diversité des gènes spécifiant la séquence des globines. Ainsi, l'hémoglobine des palourdes n'a que 18 % d'acides aminés en commun avec celle des vertébrés.

En résumé, de nombreuses preuves (voir A. Wagner, 2011) témoignent de l'existence de réseaux génétiques neutres pour les protéines et l'ARN. Ces preuves procèdent du fait que de nombreux génotypes différents peuvent

induire le même phénotype (ou la même fonction).

Nombre de réseaux. Cela a déjà été dit, les systèmes biologiques partagent une même organisation, les génotypes sont beaucoup plus nombreux que les phénotypes. Cette disposition tient pour les réseaux dévolus au métabolisme, à la régulation des gènes et à la conformation des molécules. Par exemple, pour une molécule d'ARN comprenant S nucléotides, le nombre de possibilités pour les génotypes est de 4^S puisqu'il existe quatre types de nucléotides pour l'ARN. En revanche, le nombre de configurations secondaires possibles pour l'ARN, celles déterminant le phénotype, n'est que de $1{,}8^S$ (approximation suivant A. Wagner, 2011). La structure secondaire d'un ARN du protozoaire parasite *Leishmania tarentolae* peut être déterminée par 5×10^{22} séquences du génome suivant une estimation de Jörg et al., 2008. Nombre énorme, qui pourra certainement être mieux estimé si l'on considère que le nombre d'étoiles dans la galaxie plafonne à $10^{11} - 10^{12}$ unités. Quelles conséquences résultent de l'immensité de l'espace génétique ? Cet authentique univers contient en germe une infinité de phénotypes, véritable point de départ pour le développement de l'innovation et de la diversité biologique tout au long de l'histoire de la vie. De plus, la possibilité de déterminer un phénotype à partir de plusieurs génotypes induit à la fois un niveau de souplesse dans les fonctions mais aussi de nombreuses possibilités de réponses face aux changements, de quelque nature qu'ils soient i. e. résistance ou résilience du système.

Notons en passant les différences fondamentales entre la plupart des réalisations de la technologie humaine et les systèmes biologiques. Si un changement affecte une partie d'un système technologique, la fonction de l'ensemble change, en général pour le pire. Ces systèmes ne peuvent pas être améliorés à partir de changements au hasard. S'il s'avère que la position d'un rouage d'horloge change, l'horloge s'arrête. Dans un autre contexte, ceci remet sérieusement en cause la pertinence d'analogies entre les deux types de systèmes, horloge et horloger ne sont que des représentations de l'univers technologique sans rapports réels avec celui de la biologie.

6. 7. 3 Mutations, neutralisme et sélectionnisme

Dans un monde sélectionniste, toutes les innovations émergent grâce à des mutations bénéfiques qui améliorent un trait dès leur mise en place. Le neutralisme affirme que des mutations sans effets, neutres lors de leur venue, peuvent tout de même faciliter les innovations. Dans un sens plus étroit, Motoo Kimura, un des principaux tenants et théoriciens du neutralisme, affirme que la fixation de mutations neutres vis-à-vis de la fitness des

organismes intervient beaucoup plus souvent dans l'évolution que la sélection positive, darwinienne, de mutations avantageuses (Kimura, 1983 ; Lynch, 2007). En génétique des populations, la fixation d'une mutation est un changement du génome, d'une situation où il existe au moins deux variants pour un gène particulier dans une population (2 allèles) vers une situation où un seul des allèles subsiste dans la population (allèle fixé, établi avec une fréquence de 100 % dans la population). Un nouvel allèle issu d'une mutation peut se répandre dans la population jusqu'à la fixation sous l'action de la dérive génétique ou de la sélection positive. Les sélectionnistes assurent que la plupart des mutations fixées dans une population apportent un avantage sélectif. Cependant, la probabilité d'une perte d'un nouvel allèle neutre durant la première génération est de 0,36 alors que pour un nouvel allèle bénéfique, avec un fort coefficient de sélection, la probabilité de perte lors de la première génération est de 0,33 (Lynch, 2007). Les chances d'élimination d'un allèle neutre ou d'un allèle bénéfique sont donc très proches dans les premières générations suivant leur apparition et, si la population est petite, des allèles neutres ont des chances raisonnables d'être fixés, d'autant plus que les mutations d'effet neutre ou quasiment neutre sont les plus nombreuses.

Comment tester la neutralité ? Il est difficile de mesurer directement si un allèle est neutre ou non mais une propriété des mutations peut être utile ici. Si elles viennent à être fixées dans une population, le taux des mutations dépend, en principe, uniquement du temps écoulé, il est aléatoire et devient pratiquement constant pour des périodes importantes. Ce taux constant a de multiples conséquences qui établissent les bases de différents tests de neutralité. Le neutralisme affirme que la plupart des variations génétiques fixées sont neutres, en opposition frontale avec la théorie synthétique de l'évolution. Bien avant la lecture de la séquence complète du génome de certains organismes, des objections sérieuses au neutralisme sont mises en évidence par plusieurs auteurs. En particulier, la comparaison de la fixation de gènes individuels montrait des variations importantes dans le taux de fixation, inexplicables dans le cadre du neutralisme (Akashi & Eyre-Walker, 1998 ; Ohta & Gillespie, 1996 ; Kreitman, 1996).

L'analyse complète de l'ADN humain et d'autres organismes modèles confirme l'empreinte de la sélection naturelle sur le génome. Une série d'études compare les taux des mutations synonymes (elles n'entraînent pas de changements dans la séquence des acides aminés des protéines) à ceux des mutations non synonymes (elles modifient la séquence des acides aminés). Un excès de mutations non synonymes n'est pas compatible avec les taux constants prévus par le neutralisme et c'est bien ce qui est constaté, seules les mutations non synonymes modifient le phénotype et peuvent donc donner

prise à la sélection (test dit de McDonald-Kreitman, 1991). D'après ce test, chez la drosophile, 30 % des mutations amenant des changements dans la séquence d'acides aminés sont fixées car elles sont bénéfiques.

Une autre confirmation de l'importance de la sélection vient d'un autre type de test, comparant le polymorphisme (diversité des allèles) à l'intérieur d'une espèce (noté π) et entre des espèces différentes (noté f). Dans un cadre neutraliste, plus de polymorphisme à l'intérieur d'une espèce (π) s'accompagne d'un polymorphisme plus élevé entre les espèces (f). En effet, il n'y a aucune chance que les mêmes mutations neutres se produisent dans deux espèces différentes. L'association entre π et f doit être positive, car pour la théorie neutraliste, π et f sont tous les deux proportionnels au taux de mutation neutre. Pourtant ce n'est pas ce que l'on observe, des examens de séquences de génomes montrent que π et f évoluent en sens inverse, π est négatif et f positif. Cette association négative peut s'expliquer dans l'optique sélectionniste. Un allèle bénéfique qui se fixe rapidement dans la population (cas π) entraîne avec lui d'autres allèles voisins qui eux aussi se fixent dans la population (auto-stop génétique, *gene hitchhiking*). Dans les régions où les mutations adaptatives et les allèles « auto-stop » se fixent rapidement, le polymorphisme génétique décroît (π bas). Ainsi les gènes de régions ayant un taux de recombinaison bas lors de la méiose présentent des niveaux réduits de polymorphisme de l'ADN. À l'inverse, entre deux espèces (cas f), les mutations bénéfiques qui se fixent n'ont aucune raison d'être les mêmes et donc les différences génétiques entre les espèces (f) augmentent (Begun et al., 2007 ; Hahn, 2008).

Phénotypes moléculaires et neutralité : l'évolution des phénotypes moléculaires ne s'inscrit pas dans le même registre que celle des génotypes. De nombreux changements du phénotype (ici la séquence d'acides aminés des protéines) s'avèrent neutres en ce qui concerne la fonction mais cette neutralité peut tout de même ouvrir la voie vers des innovations. Je ne citerai qu'un seul exemple mais beaucoup d'autres ont été étudiés (A. Wagner, 2011). Une protéine, la serum paraoxonase, est avant tout une enzyme qui clive les **esters cycliques**. De plus, cette protéine peut aussi catalyser d'autres réactions, avec une activité réduite cependant. Curieusement, plusieurs mutations qui augmentent ou diminuent les activités annexes de cette protéine n'ont pas d'effet sur son activité principale. Ce type d'observations concerne aussi bien d'autres enzymes. Il est alors possible de parler de la résilience du système, les mutations restant neutres lorsque l'activité principale est concernée. Plus de 300 variants de la paraoxonase, neutres du point de vue de son activité primaire, sont enregistrés. Cependant, la séquence d'acides aminés de certains de ces variants neutres se rapproche de celles d'enzymes

ayant une activité principale nettement différente de celle de la paraoxonase (e. g. **thiolactonase**). Ainsi, cette séquence de variants quasi neutres peut faciliter l'accès à de nouveaux phénotypes et à de nouvelles fonctions. Selon la conception de A. Wagner (2011), le génotype peut évoluer de façon neutre dans les réseaux génétiques et atteindre ainsi de nouveaux phénotypes qui auront valeur d'adaptation. D'autre part, une mutation neutre lorsqu'elle apparaît peut devenir, plus tard, avantageuse (ou délétère), en réponse à d'autres mutations. Cette vision semble en complète opposition avec les principes de la génétique des populations, pour qui les allèles sont, soit neutres, délétères ou avantageux et rien d'autre.

Un concept, développé par S. J. Gould résume les possibilités ouvertes par la neutralité dans la construction des adaptations, ce qu'il désigne comme les exaptations (Gould & Vrba, 1982 ; Gould & Lewontin, 1979). Certains caractères phénotypiques n'ont pas d'usage lors de leur apparition ou ils ont une fonction qui concerne un autre trait. Mais, au cours de l'évolution, ils peuvent permettre l'émergence d'innovations. Les plumes de certains dinosaures sont un exemple emblématique, initialement impliquées dans la thermorégulation ou peut-être la signalétique sexuelle, elles seront adoptées pour le vol par ceux qui deviendront les oiseaux. Ce concept développé autour de caractères anatomiques macroscopiques peut s'adapter aussi bien aux systèmes moléculaires.

En résumé, les variations neutres ouvrent la voie aux innovations et aux adaptations. La neutralité autorise l'exploration des réseaux génétiques, de l'univers génétique, peut-on dire, sans compromettre les fonctions du système (notion de résistance). Ce cheminement neutre ou quasi neutre facilite donc les innovations. François Jacob (1977) dit un peu la même chose lorsqu'il emploie le terme bricolage pour expliquer l'apparition de fonctions nouvelles durant l'évolution.

Sélectionnisme versus neutralité : la théorie neutraliste de l'évolution affirme que la plupart des mutations sont, soit délétères et ne sont donc pas fixées, soit neutres ou quasi neutres, et qu'elles peuvent se fixer sous l'action de la **dérive génétique** (Kimura, 1968 ; King & Jukes, 1969 ; Ohta, 1971). Dans la même veine, cette théorie soutient aussi que les mutations avantageuses sont plutôt rares par rapport aux autres mutations, neutres ou délétères. Ces idées ont influencé beaucoup de biologistes, stimulant nombre de recherches en évolution moléculaire à l'image des quelques exemples vus ci-dessus. Avant les années 70, toute manifestation de l'évolution était attribuée à la **sélection positive** ou, pour des allèles présents avec une fréquence intermédiaire, à une **sélection fluctuante** (Ford, 1975). Ainsi, Fisher (1930) rejette toute influence de la dérive génétique sur l'évolution,

bien que Wright (1931) ait montré simultanément l'importance des processus aléatoires dans l'évolution.

Un article de Kern & Hahn (2018) renouvelle cette opposition et nie toute influence de la neutralité sur l'évolution. Par exemple, ces auteurs s'appuyant sur quelques études de génétique des populations suggèrent que près de 50 % des substitutions d'acides aminés chez la drosophile sont adaptatives. Fay (2011) a montré les incertitudes liées à ce résultat qui, de toute façon, est très insuffisant pour soutenir que la théorie neutraliste n'a aucun rôle dans l'évolution du génome. D'autre part, les fréquences présentées ne concernent qu'une petite partie du génome codant pour les protéines (2 % du génome). Kern & Hahn (2018) soulignent la corrélation positive entre le taux des recombinaisons lors de la méiose et le niveau des variations génétiques observées chez plusieurs espèces (Cutter & Payseur, 2013). Pourquoi cette corrélation (découverte par Begun & Aquadro, 1992 chez la drosophile) est-elle admise comme une preuve de l'action de la sélection naturelle ? Dans une région comptant un grand nombre de recombinaisons, les associations d'allèles avantageux et des **allèles « auto-stop »** qui les accompagnent dans la fixation sont rapidement disjointes. Les effets de la sélection naturelle dans cette région sont moindres, il est connu que la sélection favorise la fixation des allèles bénéfiques ce qui se traduit par une baisse du **polymorphisme génétique**. Ainsi, dans les régions où les recombinaisons sont nombreuses et s'opposent à l'action de la sélection, le polymorphisme doit dominer et c'est ce que l'on observe. D'après bon nombre d'auteurs, ce modèle ne peut pas se produire si la majorité des mutations est neutre (voir citations in A. Wagner, 2011, p. 96). Une première remarque s'impose : les recombinaisons peuvent dissocier non seulement les combinaisons d'allèles bénéfiques mais aussi celles d'allèles neutres, parvenus à la fixation sous l'effet de la dérive génétique. Le polymorphisme peut aussi être dû au pouvoir mutagène des recombinaisons en tant que telles, la synthèse d'ADN pouvant intervenir durant la méiose (e. g. Arbeithuber et al., 2015 ; Ziolkowski & Henderson, 2017). Pour des raisons inconnues jusqu'ici, les recombinaisons favorisent la transmission de certains nucléotides par rapport à d'autres (Guanine/Cytosine versus Adénine/Thymine par exemple, connu sous le nom de **GC biais**). Selon certains auteurs, ce biais aurait un impact important dans l'évolution du génome des mammifères (Glémin et al., 2015). De surcroît, les recombinaisons méiotiques stimulent des changements structurels importants dans le génome, à travers des **crossing-over** inégaux. Au final, il faut rappeler que l'un des arguments principaux expliquant les avantages de la reproduction sexuée réside dans l'existence des recombinaisons. Mais dans ce cas, on explique que les recombinaisons peuvent donner de nouvelles combinaisons

génétiques favorables. Dans cette circonstance, la sélection naturelle doit favoriser la fixation de ces recombinaisons et le polymorphisme diminue en conséquence. Il y a donc deux interprétations radicalement opposées du rôle des recombinaisons par rapport au polymorphisme génétique, ce qui affaiblit nettement les arguments présentés ci-dessus.

Il est admis que le faible polymorphisme noté dans certaines régions du génome est causé par la fixation d'allèles bénéfiques grâce à la sélection positive (Maynard Smith & Haigh, 1974) mais aussi par la sélection purifiante qui élimine les mutations délétères (Charlesworth et al., 1993 ; Charlesworth, 2012). Ainsi, Lohmueller et al. (2011) comparent des modèles d'élimination d'allèles faiblement délétères par la **sélection purifiante** à ceux de la fixation d'allèles avantageux par la **sélection positive**, chacun des processus étant susceptible d'entraîner une diminution du polymorphisme génétique. Les auteurs enregistrent une prédominance du mode de sélection purifiante chez l'homme.

Dans la même logique, Jensen et al. (2018) développent tout un argumentaire s'opposant aux conceptions de Kern & Hahn (2018). L'analyse du génome des eucaryotes montre que le niveau du polymorphisme est bas dans les régions codantes du génome ou dans des séquences non-codantes conservées, en accord avec l'intervention d'une sélection positive ou stabilisante. Cependant, en dehors de ces régions, le polymorphisme augmente (Cutter & Payseur, 2013 ; Lynch et al., 2017), ce qui implique que les effets de la sélection positive sont d'ampleur limitée dans le génome. En dépit de ces résultats, Kern & Hahn (2018) continuent à promouvoir une intervention massive de la sélection naturelle sur l'ensemble du génome. En réalité, tout indique que la sélection positive a une action importante sur le génome mais qu'elle reste limitée dans son étendue, ainsi que dans le temps. Ceci amène Jensen et al., 2018, dans les traces des travaux de Kimura et Ohta, à proposer une version modernisée de la théorie neutraliste que je résume ici.

– Une large fraction du génome est soumise à des mutations neutres.

– La grande majorité des mutations nouvelles qui affectent la fitness sont désavantageuses et le rôle principal de la sélection naturelle est d'éliminer ces mutations.

– Les populations naturelles n'atteignent que rarement l'équilibre démographique. Les variations du milieu, comprises dans leurs dimensions historique et géographique, n'affectent pas les variations génétiques de façon uniforme mais produisent des effets différents, à différents moments et sur différentes régions du génome.

– Les variations génétiques sont modulées surtout par la dérive génétique et la sélection purificatrice.

– Les mutations bénéfiques sont une réalité, elles sont fixées dans le génome et, dans certains cas, ces variations ont été connectées de façon convaincante à des changements dans la fitness et le phénotype des organismes, en d'autres termes, elles ont généré des adaptations. Cependant, rien ne permet d'étendre ce processus à l'ensemble du génome.

Ces conceptions sont entièrement en accord avec les propositions de Lynch (2007), Shapiro (2011) et A. Wagner (2011). Ce dernier écrit que les parties du système soumises à la sélection positive à un moment ne le sont plus à d'autres et évoluent alors de façon neutre. L'évolution d'un antigène viral (virus de l'immunodéficience humaine, VIH) est exemplaire à cet égard (fig. 5 in A. Wagner, 2011).

6. 7. 4 Maintien de la variation génétique

La variation génétique est une propriété omniprésente chez les organismes. Son maintien et la nature des forces en jeu sont toujours très étudiés mais il n'y a pas de véritable consensus parmi les explications proposées (Walsh & Lynch, 2018). Ces forces sont connues, la fréquence de la distribution des allèles, le niveau d'**hétérozygotie**, la quantité de variations disponibles pour un trait. Une explication basique fait appel à une sorte de balance entre, d'une part, les mutations, les réarrangements du génome et les migrations qui introduisent de nouvelles variations et, de l'autre, la dérive génétique et la sélection naturelle qui agit contre les variants délétères. Les effets de la dérive génétique (éliminer la variation) et des mutations ou des réarrangements du génome (augmenter la variation) ne se discutent pas. Quant à la sélection naturelle, les choses deviennent plus compliquées, suivant les situations, la sélection peut maintenir ou effacer la variation. S'il existe un avantage pour les formes hétérozygotes dans une population, la variation est maintenue (on se souviendra de l'exemple de l'anémie falciforme, voir 6. 1. 1). Dans le cas d'un pic de fitness à atteindre (ici, la fitness reste constante et favorise les formes **homozygotes**), la variation génétique diminue. Mais cette représentation statique du pic de fitness relève plutôt de la fiction darwinienne que de la réalité des faits. La sélection peut engendrer la variation dans de nombreuses circonstances lorsque la fitness varie, ce que Walsh & Lynch (2018) désignent comme la **sélection balancée**. Ces circonstances incluent la sélection dépendante de la fréquence quand les allèles rares sont favorisés, où lorsque des trade-offs sont mis en jeu et quand la fitness et donc la sélection changent dans le temps et l'espace, selon les conditions du milieu.

De nombreux modèles théoriques ont été développés pour estimer les conditions capables de maintenir la diversité génétique. Mais, selon l'avis de

Turelli (1984) et de Johnson & Barton (2005) « Il n'y a pas, actuellement, de vision claire des forces maintenant la diversité génétique ». Barton (1990) avance que la variation associée à un trait n'est pas liée à la fitness de ce trait. Selon Walsh & Lynch (2018) ces incertitudes découlent certainement d'une approche centrée sur un trait spécifique. La sélection et l'évolution agissent en même temps sur plusieurs éléments connectés du phénotype, pas sur une série de traits isolés. D'autre part, la **pléiotropie** est clairement la norme pour la plupart des gènes, ce qui pose la question des connexions entre différents allèles pouvant agir sur un trait donné. En d'autres termes, il semble que le maintien de la variabilité génétique repose sur une propriété collective du génome, plutôt que sur la somme des variations associées à chaque trait du génotype.

6. 8 « Régulation de l'ADN et épigénétique »

De toute évidence, l'activité cellulaire ne dépend pas uniquement de celle de l'ADN. La cellule recueille des informations venues du milieu extérieur et contrôle l'ensemble des processus internes. Par exemple, la cellule ajuste constamment son métabolisme en proportion de son activité, des nutriments disponibles et des interactions avec les cellules voisines. La biologie moléculaire a mis en évidence plusieurs niveaux d'acquisition des informations, de leur transmission et de leur traitement par la cellule.

6. 8. 1 Les travaux de Jacob, Monod et Lwoff : l'opéron lactose

Un des plus importants chapitres dans l'histoire de la génétique moléculaire s'ouvre pendant la seconde guerre mondiale, en 1942, quand Jacques Monod publie sa thèse sur la croissance des cultures bactériennes. Il mesure les effets des changements de nutriments et de leur quantité sur le développement bactérien. Il établit que certains sucres (e. g. glucose) sont plus efficaces que d'autres (e. g. lactose) pour augmenter le taux de croissance mais, à la fin, il ne trouve pas de différence entre les quantités de cellules produites pour la même unité de sucre fournie. Au cours de cette expérience Monod (1942) cultive les bactéries (*Escherichia coli*) sur un mélange de deux sucres. Les résultats sont assez surprenants, lorsque les bactéries sont nourries avec un mélange de sucres permettant, soit une croissance lente, soit une croissance rapide, le taux de croissance des bactéries est divisé en deux phases, la première est rapide car elles utilisent le glucose suivi par une pause correspondant à l'épuisement du glucose, avant qu'elles ne reprennent une phase de croissance plus lente en utilisant le lactose. En usant les sucres

suivant des proportions variables, Monod prouve que les bactéries peuvent choisir le sucre qu'elles consomment. Cette découverte montre que les bactéries peuvent distinguer entre deux sucres et qu'elles ajustent leur métabolisme pour utiliser, de préférence, le sucre permettant la croissance la plus rapide à un moment donné. Lorsqu'il est épuisé, une période de latence coïncidant avec un ajustement du métabolisme permet la consommation du lactose.

Monod, Jacob et Lwoff vont consacrer les trois décennies suivantes à étudier les conséquences de cette expérience sur *E. coli* et leurs travaux deviendront le modèle dominant de la génétique moléculaire (Jacob & Monod, 1961). Dès lors, les circuits complexes de l'information entre l'ADN, le milieu cellulaire et le milieu extérieur commenceront à être décryptés, la première marche étant l'étude de l'opéron lactose chez *E. coli*. Voici quelques étapes de cette fonction.

L'information est transférée de l'extérieur de la cellule (présence de sucre) vers le génome par l'intermédiaire de protéines « sensorielles » puis par des messagers secondaires et des protéines se liant à l'ADN. Le terme **messagers secondaires** implique de petites molécules qui diffusent des signaux chimiques vers d'autres molécules.

La reconnaissance entre les protéines et l'ADN se déroule souvent dans des sites dédiés sur la séquence d'ADN, comme celui de l'opéron lactose (lacO). Sa description, en 1961, instaure une véritable révolution dans l'étude du génome. Ces sites sont, en effet, radicalement différents en nature et en fonction de ceux que l'on connaissait sous le nom de gènes codants pour des protéines. Les sites de reconnaissance amènent souvent un véritable reformatage de l'ADN, permettant de moduler son action.

Les protéines se liant à l'ADN opèrent ensemble et de manière coordonnée, des interactions faibles peuvent être renforcées après l'intervention d'autres molécules, comme l'ARN polymérase. Ces développements dans la régulation de l'ADN ouvrent de nouvelles perspectives, des informations circulent de l'environnement extérieur vers l'ADN, elles sont capables de modifier son fonctionnement, son organisation et peut-être sa séquence. Le chapitre, forcément controversé, de l'épigénétique et de son rôle dans l'hérédité peut donc être ouvert.

6. 8. 2 Épigénétique et hérédité non génétiques

La nature de l'hérédité, la transmission de l'information à travers les générations, est une question qui touche tous les domaines de la biologie et en particulier la théorie de l'évolution. Après l'établissement des lois de Mendel

(1865) et le déchiffrage du code génétique, les mécanismes de l'hérédité sont considérés comme définitivement compris. Les travaux de Lamarck (1815-1822) sur l'hérédité des caractères acquis se trouvent rejetés et, s'ils viennent à être cités, c'est presque toujours pour mieux souligner leur faillite dans l'explication des phénomènes évolutifs. Les architectes de la synthèse moderne de l'évolution, comme T. Morgan, J. Huxley, T. Dobzhansky et E. Mayr n'ont pas de mots assez durs pour qualifier les idées de Lamarck. Maynard Smith juge ainsi l'hérédité non-génétique : « L'hérédité des caractères acquis est une hérésie, la seule vraie menace contre nos conceptions ».

Cependant, des voix discordantes se font toujours entendre, celles des partisans des théories épigénétiques en premier lieu et ils remettent sérieusement en cause l'unité de vue assumée au sujet de l'hérédité dans la théorie synthétique de l'évolution (e. g. Grassé 1973 ; Jablonka & Lamb, 1995 ; 2005 ; Bonduriansky & Day, 2018). Ces questions ne sont pas résolues, l'action de l'épigénétique dans l'expression des gènes n'est plus contestée mais il reste difficile de réunir l'ensemble de ces phénomènes sous une définition commune. Ils sont d'ailleurs étudiés sous des expressions différentes et fluctuantes, en dehors de l'appellation épigénétique, telles que plasticité du développement, induction par l'environnement, plasticité du génotype, effets parentaux (West-Eberhard, 2003, Wolf & Wade, 2009).

Mais le plus important n'est pas là, l'enjeu majeur concerne la transmission de l'information à travers les générations, l'hérédité : l'épigénétique peut-elle avoir une influence durable sur l'expression des gènes et ainsi modifier la transmission héréditaire des caractères ? D'autre part, l'épigénétique est souvent présentée comme l'irruption du milieu extérieur, sous toutes ses formes, physiques et sociales, dans l'univers rigide du génome. Les chapitres précédents montrent que rien n'est plus faux, tout au moins en ce qui concerne l'architecture du génome et les possibilités de variations presque infinies qu'il recèle.

Mendel et le triomphe du gène : Un moine de Moravie, Gregor Mendel publie ses résultats sur la transmission des caractères chez les pois en 1865 (il s'agit de leur couleur). Il met en évidence des « facteurs individuels transmissibles » qui déterminent chaque trait. La génétique est née mais l'œuvre de Mendel sera oubliée durant trente ans et redécouverte en 1900, avec la démonstration des lois de Mendel. Les bases de l'hérédité génétique telle qu'on la connaît, sont édifiées au début du vingtième siècle, notamment avec les travaux de Thomas Morgan qui, dans son « fly lab » de l'université Columbia, démontre l'omniprésence de l'hérédité Mendélienne. Il utilise de nombreuses mutations (e. g. couleur des yeux, forme des ailes) affectant des

traits bien visibles chez *Drosophila melanogaster* et décrypte leur mode de transmission d'une génération à l'autre (Morgan, 1919, 1926).

Pendant ce temps, d'autres scientifiques persistent à chercher les preuves d'une hérédité non-génétique et quelques expériences donnent des résultats allant dans ce sens. Par exemple, dans les années 1906 à 1915, Francis Sumner élève des souris sous des conditions de température « chaudes ou froides » et observe des changements de morphologie chez les souris exposées et leurs descendants. Les souris soumises au froid ont des queues plus courtes, ainsi que les oreilles et les pieds, changements qui peuvent être interprétés comme une adaptation au froid. Ces variations se maintiennent pendant plusieurs générations alors même que les souris sont soumises à des températures plus chaudes (Sumner, 1932). Cependant, la plupart des résultats obtenus lors de telles expériences sont controversés ou peu concluants. Les doutes seront renforcés par un cas notoire de fraude scientifique ou de ce qui est apparu comme tel. En 1910, un zoologiste autrichien, Paul Kammerer publie une étude montrant que le crapaud accoucheur (*Alytes obstetricans*), une espèce largement terrestre, acquiert des caractères associés au milieu aquatique lorsqu'il est élevé dans ce milieu. Kammerer interprète ces résultats comme la preuve d'une hérédité non-génétique, ce qui lui vaut une attention certaine du monde scientifique (Kammerer, 1924). Mais la suite est moins glorieuse, des assistants de Kammerer, dont la veuve du musicien Viennois Gustav Malher, l'accusent de fraudes. Un biologiste américain, Noble (1926) publie un article dans Nature qui prouve de façon évidente l'existence de falsifications dans les travaux de Kammerer. Il découvre que les membres antérieurs du dernier spécimen de crapaud disponible et ayant servi à ces expériences ont été injectés avec de l'encre de Chine, ceci pour simuler l'apparence de callosités nuptiales sur les pouces des crapauds mâles. Six semaines après cette publication Paul Kammerer se suicide.

L'effet est désastreux, non seulement pour Kammerer mais aussi pour le concept de l'hérédité non génétique qui ne sera plus guère étudiée au cours des années suivantes. Il ne convainc personne parmi les artisans de la synthèse moderne de l'évolution qui ne lui laissent aucune place dans la construction de leur théorie.

Une définition de l'épigénétique ? La signification associée au mot épigénétique a changé avec les années, des définitions diverses coexistent dans la littérature scientifique ce qui entretient une certaine confusion dans les idées (Richards et al., 2010). Waddington (1942) emploie ce terme en référence à des interactions entre les gènes et l'environnement, capables d'influer sur le phénotype. Il emprunte le mot grec epigenesis à Aristote et le transforme en épigénétique. Dans l'esprit de Waddington, l'épigénétique est

conçue comme le déroulement du programme génétique durant le développement et n'est donc pas vraiment différente de l'embryologie. Le développement embryonnaire est régulé par des facteurs épigénétiques qui sont strictement déterminés par le génome. Dans l'embryon, peu après le début de la division du zygote, des cellules acquièrent un profil épigénétique différent de celui de la cellule mère. Ces différences déterminent où, quand et dans quelles limites un gène est exprimé, permettant la différenciation des organes et la spécialisation des cellules. Toutefois, le profil des cellules dépend entièrement du codage par le génome. Aucune variation n'est transmise en dehors du cadre des modifications génétiques portées par le génome.

Par contraste, d'autres variations épigénétiques sont plus ou moins indépendantes de la séquence d'ADN. Par exemple, certaines séquences d'ADN comme les transposons (éléments mobiles) sont sujettes à une alternance de stades entre méthylation et déméthylation, soit de façon spontanée, soit en réponse à des facteurs de l'environnement. En d'autres termes, comme les mutations génétiques peuvent être transmises aux générations suivantes et diriger l'expression de phénotypes nouveaux chez les descendants, une « épimutation » (un changement épigénétique) peut être transmis aux descendants qui peuvent exprimer des phénotypes différents. Ces possibilités de changements qui interviennent indépendamment des variations de la séquence d'ADN et peuvent être transmis aux générations nouvelles indiquent que l'épigénétique contribue aux variations héréditaires. Dans la suite, nous allons examiner deux exemples de cette transmission épigénétique.

Méthylation de l'ADN : En 1744, le naturaliste Carl Linnaeus note un curieux variant chez une petite plante à fleurs, nommée *Linaria vulgaris* en son honneur. Les fleurs « normales » sont asymétriques alors qu'elles sont symétriques chez les variants. Cette mutation naturelle a été soumise à une analyse de la séquence d'ADN codant pour le caractère. Curieusement, la séquence de bases qui régule la symétrie florale (Lcyc) reste identique chez les deux formes de *Linaria vulgaris*. En lieu et place d'une mutation de l'ADN, les chercheurs découvrent que le morphe symétrique est associé à une réduction importante de la **méthylation** de la séquence Lcyc dans le génome. Une réduction de la méthylation est souvent synonyme d'augmentation de l'expression des gènes et cette condition « hypométhylée » peut être transmise à d'autres générations, bien que de façon moins fidèle que pour la forme normale. Cette étude est le signe, sinon la preuve, que certaines différences phénotypiques à l'intérieur d'une population s'expliquent, non par des variations dans la séquence de l'ADN mais par des niveaux variables de méthylation de cette séquence (Cubas et al, 1999).

Un autre exemple emblématique concerne des souris portant le gène Agouti. Des souris presque identiques génétiquement, portant un allèle mutant du gène Agouti (A^{vy}), expriment une variation phénotypique remarquable (couleur du pelage, état de santé). L'allèle A^{vy} porte un **rétrotransposon** placé avant la séquence du **promoteur** du gène Agouti, celle qui permet l'expression ou non du gène et ce rétrotransposon modifie donc les conditions d'expression du gène Agouti. Une méthylation importante du rétrotransposon supprime son influence et résulte, chez la souris, dans un pelage foncé et une santé satisfaisante. Un défaut de méthylation du rétrotransposon conduit à une fourrure jaune et à l'obésité (Wolff, 1978).

Cependant, bien des questions restent sans réponses dans cet exemple. L'état de méthylation de l'allèle A^{vy} ne se transmet pas aux générations suivantes, il est annulé lors du processus de transmission des gènes des parents vers les enfants (Blewitt et al., 2006). Il apparaît aussi que le phénotype agouti ne se transmet pas au-delà de deux générations et certains chercheurs ont, dès lors, mis en doute la réalité d'une intervention de l'épigénétique dans cette circonstance. Certaines toxines peuvent aussi changer le niveau de méthylation de l'ADN et causer de nombreux problèmes chez les organismes exposés, tels qu'une baisse de fertilité. Le bisphénol A, issu de certaines matières plastiques, est particulièrement nocif car cette molécule à une forme très proche de celle des hormones œstrogènes.

En résumé, la méthylation de l'ADN permet de réguler l'expression des gènes et elle peut être conditionnée par l'environnement. Les effets des variations de l'environnement sont donc transmis aux générations futures par la méthylation de l'ADN. Mais il y a des contraintes notables qui affectent le potentiel de transmission car il est avéré que, dans la plupart des cas, la méthylation ne persiste que durant quelques générations avant d'être effacée lors de sa transmission.

ARN et hérédité : Plus récemment, les recherches se sont portées vers un autre mécanisme épigénétique, la transmission de l'ARN des parents aux enfants. Les gamètes mâles et femelles contiennent de nombreux segments d'ARN qui seront transmis au **zygote** lors de la fécondation. Cet ARN a été codé par l'ADN des parents et non par l'ADN du nouvel organisme. Les premiers cycles de division de l'œuf sont sous le contrôle de facteurs apportés par les parents, notamment l'ARN parental. Celui-ci disparaît peu à peu lors des divisions de l'œuf et il est remplacé par de l'ARN codé à partir de l'ADN de l'embryon et l'influence de l'ARN parental s'efface donc rapidement. Pourtant, dans quelques circonstances, l'ARN transmis par le sperme ou l'ovule peut se régénérer dans le nouvel individu, permettant aux effets d'un environnement ancien d'être transmis aux futures générations. Des recherches

menées chez les vers nématodes ont montré que les effets de cette transmission d'un environnement disparu peuvent être ressentis durant plusieurs générations. Curieusement, chez le nouvel individu, des systèmes cellulaires contrôlent le maintien ou l'effacement de l'ARN régénéré (Houri-Zeevi & Rechavi, 2017). Le premier exemple d'une hérédité induite par l'ARN chez les animaux a été découvert par Rassoulzadegan et al. (2006). Cette équipe examine les effets sur des souris d'une mutation artificiellement produite du gène Kit. Les souris hétérozygotes pour ce gène ont des descendants qui expriment souvent le phénotype mutant, i. e. une marque blanche sur la queue. Les descendants montrent le phénotype mutant quand bien même ils n'auraient pas hérité de l'allèle mutant et ils peuvent aussi le transmettre à leur progéniture.

Les auteurs suspectent de l'ARN contenu dans le sperme d'être impliqué dans cette hérédité dépendante d'une mutation génétique chez un ancêtre qui modifie l'expression de gènes non mutés chez les descendants. Rassoulzadegan et ses collègues isolent cet ARN particulier dans le sperme des souris et l'injectent dans des œufs fertilisés de souris non mutantes. Les souris adultes obtenues expriment le phénotype mutant et peuvent le passer à leurs descendants. Ceci prouve que de l'ARN « mutant » peut se trouver dans les gamètes et imposer un phénotype mutant alors que l'allèle mutant n'est pas présent dans l'ADN du descendant. De l'ARN non codant est aussi associé à la mise en mode pause de certains gènes. L'ARN non codant est une molécule qui a été transcrite mais qui ne code pas de protéines. Ces molécules ont été regardées comme de l'ARN poubelle, sans fonction bien définie mais des données récentes suggèrent qu'elles ont une activité épigénétique et pourraient être impliquées dans des différences entre espèces ou même entre les populations humaines. La participation de cet ARN dans la méthylation de l'ADN et la modulation de l'expression des gènes est aussi proposée (Frias-Lasserre & Villagra, 2017 ; Esteller, 2008).

Ces exemples ne font qu'effleurer l'étendue de l'épigénétique, voir Jablonka & Lamb (1999) et Bonduriansky & Day (2018) pour un traitement exhaustif.

Plasticité phénotypique et adaptations : que désigne-t-on par plasticité du phénotype ? Pourquoi est-elle intégrée dans le domaine de l'épigénétique ? Un exemple, qui pourrait être intitulé la fable de la grenouille et du serpent, permettra de mieux appréhender ces questions. Un amphibien arboricole de l'Amérique Centrale, la rainette aux yeux rouges (*Agalychnis callidryas*) dépose ses œufs sur des feuilles surplombant des mares ou des flaques d'eau. Au moment de l'éclosion, les têtards tombent dans l'eau et mènent une vie aquatique jusqu'à ce que, devenus des individus adultes, ils regagnent les

arbres. Le serpent aux yeux de chat (*Leptodeira septentrionalis*) est un prédateur habituel des œufs de la grenouille. Afin d'échapper au prédateur, la couvée est capable d'éclore presque instantanément, les têtards tombent dans l'eau où le serpent n'ira pas les chercher. La couvée obtient des informations sur la présence du serpent grâce aux vibrations qu'il provoque dans le milieu. La couvée identifie la menace, ce qui déclenche très rapidement l'éclosion des œufs. Quand une couvée n'est pas menacée, les œufs éclosent graduellement sur une période de quelques jours (Warkentin, 1995).

Cet exemple se conforme au concept de plasticité du phénotype chez un organisme (compris dans le sens morphologique, physiologique ou comportemental) : des changements dans le phénotype sont produits en réponse à des variations de l'environnement (Price et al., 2003). En principe, ces changements n'altèrent pas la séquence d'ADN ce qui relève de l'épigénétique. Clairement, beaucoup de mécanismes liés à la plasticité sont adaptatifs, tel celui vu ci-dessus ou encore la réponse immunitaire à des parasites ainsi que l'évitement des prédateurs. Selon Hendry (2017) la plasticité phénotypique résulterait d'une sélection ancienne et les changements adaptatifs exprimés par les organismes actuels auraient une base génétique. Un effet de la plasticité serait aussi de modifier la sélection opérant sur le génome et donc d'influer sur les réponses apportées par l'évolution aux changements environnementaux. Plus largement, l'adaptation aux variations de l'environnement est-elle liée à des variants génétiques déjà présents ou à de nouvelles mutations ? Le consensus penche vers une variation génétique déjà existante car elle permet une adaptation rapide aux conditions nouvelles, ce qui est la règle chez les procaryotes et beaucoup d'eucaryotes. Le rôle de la variation génétique déjà présente est amplement démontré pour de nombreux organismes, la tolérance au lactose chez l'homme ou de nombreux traits chez les épinoches pour ne citer que quelques exemples.

L'adaptation à des changements, causés par l'homme, présente des challenges nouveaux, tels que la résistance aux insecticides. L'évolution de la résistance chez *Drosophila melanogaster* à deux insecticides très répandus à partir des années 1950-1960 (organophosphates et carbamates) intervient rapidement, après seulement quelques années. Karasov et al. (2010) montrent que de multiples allèles gouvernant la résistance évoluent rapidement et de façon répétée dans les populations d'insectes. Des allèles qui portent les mutations conférant la résistance évoluent seuls ou en groupe : des mutations isolées confèrent un niveau modéré de résistance alors que des allèles avec trois mutations ou plus sont hautement efficaces. Notons en passant que, en l'absence d'insecticide, les allèles résistants deviennent nocifs. Dans ce cas, de nouvelles mutations, intervenant rapidement, sont nécessaires à

l'adaptation.

Effets parentaux : Les effets parentaux comprennent des phénomènes qui ne relèvent pas directement de la transmission d'un facteur génétique ou épigénétique (ARN, ADN méthylation…). Ces changements seraient la conséquence de la transmission de certains facteurs durant la conception ou d'interactions parents-descendants.

Influence de la mère : le comportement maternel peut modifier le phénotype des enfants (exemple, choix du lieu où sont déposés les œufs). Cette influence peut effectivement modifier la fitness des descendants. Ainsi, des gènes exprimés ou non exprimés chez les parents ont des conséquences sur le phénotype des enfants. Le stress chez les souris se traduit souvent par la venue des mêmes symptômes chez les souriceaux. Il est pourtant difficile de mettre cette influence de la mère (ou du père) sur le compte de la transmission épigénétique, simplement parce qu'un « effet de stress » (faute de disposer d'un terme plus précis) aurait facilité cette transmission. Il est maintenant connu que le stress ou même l'alimentation peuvent favoriser des mutations génétiques transmissibles aux descendants.

Dans un registre connexe, l'éducation donnée par les parents aux enfants peut-elle être mise sur le compte de la transmission épigénétique ? Question difficile mais il est évident que les gènes ne sont pas impliqués de manière directe dans ce cas. Le développement de sociétés élaborées chez les animaux et bien sûr chez l'homme repose, au moins en partie, sur ce type de transmission. Les sociétés humaines résultent d'une nouvelle étape dans l'évolution, celle qui a transcendé la propagation de l'information à travers les générations, elle n'est plus seulement génétique mais cognitive. Un nouvel avatar dans cette évolution est maintenant à l'œuvre, la nature et la sincérité de l'information n'ont plus de portée réelle et seul importe vraiment l'ego des émetteurs et des récepteurs, souvent conditionné à la quantité de billets verts pouvant être ramassée. Tous acteurs de la société du spectacle, telle qu'imaginée par Guy-Ernest Debord (1967) et le spectacle n'est pas vraiment réjouissant.

6. 8. 3 Difficultés et importance de l'hérédité non-génétique

Les recherches sur l'hérédité non-génétique rencontrent de nombreux obstacles, en particulier lors des procédures expérimentales. Si des groupes témoins sont soumis ou non à des excès de nourriture, des différences dans la santé et la longévité des descendants de chaque groupe peuvent être observées et attribuées à des effets épigénétiques. Mais elles peuvent aussi provenir de variations génétiques déjà présentes chez les parents. Ce facteur d'erreur peut être minimisé en employant des groupes expérimentaux ayant des génotypes

proches mais on sait qu'ils ne seront jamais identiques. La possibilité d'une transmission par les gènes n'est donc pas nulle, d'autant plus que le stress élève le taux de mutation génétique (e. g. Lukačišinova et al., 2017).

Ces difficultés peuvent tenir dans une formule : comment établir qu'une variation épigénétique est indépendante d'une variation génétique ? Certaines variations dites épigénétiques sont maintenant reconnues comme résultant de variations du génome, la séquence régulatrice d'un allèle pouvant être modifiée par une mutation, ce qui changera les conditions dans lesquelles opère l'influence épigénétique de l'environnement (Dubin et al., 2015). D'autre part, des modifications de l'environnement sont capables de modifier directement la séquence de l'ADN. Ces effets sont prouvés chez les bactéries mais affecteraient aussi des animaux pluricellulaires. Tout ceci explique en partie les controverses qui entourent l'idée d'hérédité non-génétique. Elle est rejetée par les fondateurs de la synthèse moderne de l'évolution, ceci a déjà été dit. Quels sont les principaux arguments déployés contre cette théorie ?

Un premier type d'objection s'exprime ainsi : les facteurs épigénétiques ne participent à l'hérédité qu'à travers l'expression des gènes. Le gène détient les plus ou moins nombreux états du caractère qui seront exprimés ou non et dans ce sens, l'épigénétique ne fait que participer aux différents modes d'action du gène. L'épigénétique n'apporte fondamentalement rien de nouveau dans les états possibles du caractère. En manière d'anecdote, on peut écouter une interview, disponible sur internet, dans laquelle Joël de Rosnay fait part de ses convictions concernant l'épigénétique. Elle y est présentée comme le concept novateur destiné à renouveler la théorie de l'évolution, rien de moins. De quoi s'agit-il ? De Rosnay nous apprend que des facteurs relatifs à l'environnement, comme le stress ou l'alimentation, peuvent déclencher un message épigénétique modifiant l'expression de certains gènes qui sont alors activés ou non. Intéressant ? Pas vraiment et peut-être serait-il utile ici de relire des travaux remontant à plus de cinquante ans, ceux menés par Jacob, Monod et Lwoff. Ils ont montré que la présence de lactose dans l'alimentation provoque l'expression de 3 gènes de structure (LacZ, LacY, LacA) qui permettent d'assimiler le lactose, ce qui leur a valu un prix Nobel (voir 6. 7. 1, opéron lactose).

Cependant, il existe de nombreuses preuves que des variations du phénotype, non triviales, peuvent être acquises lors de la rencontre d'un nouvel environnement ou en condition expérimentale et ces variations sont transmissibles aux descendants. Voyons l'exemple des daphnies ou puces d'eau (*Daphnia* sp). La daphnie est un petit crustacé d'eau douce, menacée par de nombreux prédateurs (insectes, crustacés, poissons). Lorsque certaines daphnies rencontrent des signaux chimiques indiquant la proximité de

prédateurs elles développent des épines couvrant la tête et la queue ce qui réduit leur vulnérabilité à la prédation. De plus, leurs descendants exposent les mêmes attributs et ceci même en l'absence de prédateurs. Il s'agit là d'une transmission épigénétique d'un nouveau phénotype qui répond à une contrainte de l'environnement, en somme une adaptation. Mais les mécanismes qui gouvernent cet effet sont, au final, contrôlés par le génome qui détermine l'alternance entre les deux états du phénotype.

Une autre question couramment évoquée concerne la persistance de l'empreinte épigénétique, peut-elle donner lieu à des variations adaptatives du phénotype de longue durée ? Les données disponibles montrent que la plupart des effets épigénétiques ne persistent que durant deux ou trois générations, cependant la mémoire épigénétique pourrait s'étendre sur une dizaine, voire plusieurs dizaines de générations, notamment chez les nématodes (Dance, 2017). Lorsqu'un gène porte une signature épigénétique, celle-ci est généralement instable et la faible fidélité de la transmission réduit la portée de l'adaptation (Haig, 2007).

La véritable question se résume ainsi : l'hérédité épigénétique relève-t-elle du Lamarckisme ? (Futuyma, 2015). Lamarck (1815) propose que des variations héritables et adaptatives soient produites directement par l'organisme en réponse à des stimulus venus de l'environnement. Suivant cette suggestion, l'épigénétique peut s'inscrire dans un cadre Lamarckien, il s'agit d'un phénomène important dans l'évolution mais important peut signifier beaucoup de choses. Le terrain de l'épigénétique est caractérisé par des phénomènes tels que l'adaptation rapide d'une population à des prédateurs ou à des changements de température. Ces faits supportent clairement l'hypothèse d'une transmission épigénétique de l'information dont le résultat est une adaptation rapide (Ashe et al., 2021). Toutefois, Bonduriansky & Day (2018), par ailleurs auteurs d'un ouvrage faisant référence sur l'épigénétique, émettent de sérieuses réserves sur le domaine d'intervention de l'épigénétique. Selon eux, les mécanismes épigénétiques répondent à des challenges environnementaux déjà familiers aux organismes. Ainsi, les lignées ont éprouvé des variations récurrentes de l'environnement durant leur histoire, par exemple la température ou la pression des prédateurs. Elles s'adaptent aux situations présentes grâce à l'évolution d'une suite de réponses correspondant à des situations déjà connues. L'épigénétique peut-elle intervenir dans l'adaptation à des circonstances inédites ou être à l'origine de nouveautés évolutives ? La réponse de Bonduriansky & Day (2018) est oui mais assortie de ce commentaire « dans un sens très limité ».

Il existe au moins une capacité d'action du phénotype sur le génotype : lors de circonstances nouvelles, le taux de mutation peut être amplifié dans

certaines régions du génome. Des expériences utilisent des populations présentant une grande plasticité adaptative pour un trait et recherchent si elles montrent une plus grande disposition de ce trait à évoluer. Si l'expérience valide ce résultat, l'hypothèse d'une influence du phénotype sur le rythme de l'évolution est confortée (Hendry, 2017). Une expérience réalisée par Schaum & Collins (2014) utilise 16 lignées d'une algue verte microscopique (*Ostreococcus*) qui diffèrent dans leur plasticité relative par rapport à des taux de CO_2 fluctuants. Les lignées avec la plasticité la plus élevée ont aussi un taux de croissance des populations plus important (une mesure de la fitness). Cette relation positive entre plasticité et croissance augmente lorsque le niveau de CO_2 fluctue. D'après ces résultats, les auteurs suggèrent que la plasticité peut agir sur l'architecture génétique de façon à accroître la production de phénotypes adaptés.

D'autres expériences ont été menées en milieu naturel. Chez beaucoup d'espèces de poissons, des environnements pauvres en oxygène favorisent un accroissement des branchies, ce qui leur permet d'absorber plus d'oxygène. Des poissons très actifs, comme le thon (*Thunnus*) ont une surface branchiale dix fois plus grande que celle de poissons de mœurs léthargiques, le poisson crapaud (*Opsanus tau*) par exemple (Taylor, 1998). Ils ont aussi un crâne plus petit dû à la limitation induite par le développement des branchies. Crispo & Chapman (2010) collectent des populations du poisson-cichlidé *Pseudocrenilabrus multicolor,* vivant dans des environnements dont le taux d'oxygène varie. Ils élèvent leurs descendants dans des conditions différentes pour l'oxygène. La taille des branchies évolue dans le sens attendu (elles grandissent dans un milieu pauvre en oxygène et inversement), sans variation génétique apparente entre les lignées, démontrant la plasticité associée à ce trait. Au contraire, la taille du crâne obéit peu à cette plasticité phénotypique et des variations génétiques associées à ce caractère sont notées entre les populations. Ces observations soutiennent l'idée selon laquelle la plasticité phénotypique favorise l'évolution du génome mais les causes sous-jacentes restent difficiles à établir. À vrai dire, trop peu d'études sont actuellement disponibles pour autoriser une généralisation.

D'autre part, l'humanité et quelques animaux aux capacités cognitives développées peuvent trouver des solutions à des problèmes nouveaux sans que le génome soit concerné, mais ces potentialités semblent réservées à une poignée de vertébrés relevant d'une organisation complexe. Cependant, cette affirmation ne rend certainement pas justice aux multiples aptitudes montrées par certaines sociétés d'insectes, pour ne citer que cet exemple.

6. 8. 4 Connexion entre la cellule et son génome

Cette section aurait pu entrer dans le thème de l'épigénétique évoqué plus haut mais il s'agira ici de processus purement intra-cellulaires alors qu'auparavant nous avons surtout examiné les liaisons entre l'environnement et le génome. La réplication de l'ADN fait l'objet de nombreux contrôles (voir 6. 1. 3). L'un d'eux utilise trois protéines différentes destinées à vérifier l'exactitude de la réplication. La protéine MutS examine l'ADN nouvellement répliqué et se lie aux régions où l'enroulement de la double hélice a été perturbé par les erreurs de réplication. La protéine MutL reconnaît la région fautive signalée par MutS et la connecte avec la troisième protéine, MutH qui coupe cette région à ses deux extrémités. La région excisée peut alors être remplacée par une séquence sans erreur nouvellement synthétisée.

Plusieurs interactions protéines-ADN sont identifiables dans cette opération :

1 – MutS reconnaît la distorsion de l'hélice d'ADN.

2 – MutL reconnaît MutS une fois qu'il est lié à l'ADN fautif et sert à établir le contact entre MutS et MutH.

3 – MutH choisit d'agir sur le brin d'ADN nouvellement synthétisé et non sur l'ancien.

Notons que dans ce système, comme en informatique, les interactions entre protéines changent en fonction d'événements passés. La nature de l'interaction ne sera pas la même si l'une des protéines a connu précédemment une interaction avec une autre protéine (Shapiro, 2011).

La réponse SOS. Si des dommages de grande envergure affectent l'ADN d'*Escherichia coli* ou d'autres bactéries (par exemple une irradiation par UV), des capacités de réparation sont mises en place au niveau de la cellule, elles comprennent les mécanismes classiques de réparation déjà évoqués et font aussi intervenir les aptitudes aux mutations de la bactérie. La réponse est à la fois complexe et coordonnée, elle est appelée dispositif SOS par Evelyn Witkin (1975, voir aussi Howard-Flanders, 1981). Elle comporte, en particulier, la synthèse **d'ADN polymérases** spécialisés permettant l'intervention de mutations chez la bactérie. La réponse SOS inclut aussi la synthèse de protéines qui arrêtent les divisions cellulaires, diminuent le métabolisme de la cellule et la réplication de l'ADN. Un des composants les plus importants de la réponse SOS est la protéine SulA qui bloque la division cellulaire (e. g. Huisman et al., 1984). Ce faisant, SulA prévient la formation de descendants qui auraient reçu un génome endommagé. Cette protéine est instable, lorsque l'ADN est réparé, un SOS répresseur empêche la synthèse de toute nouvelle molécule SulA et la cellule reprend ses divisions.

Une notion importante peut être dégagée de cette suite d'étapes, celle de

points de contrôle (checkpoints) dans les processus cellulaires. Par exemple, chez les eucaryotes, une cellule passe par plusieurs étapes avant de se diviser (cycle cellulaire et **mitose**) : G1, croissance de la cellule ; S, réplication de l'ADN ; G2, deuxième phase de croissance ; M, mitose ou division cellulaire. La progression du cycle cellulaire est soumise à de nombreux contrôles. Le principe est qu'à chaque étape (point de contrôle), des informations sur l'état du système (délais, erreurs, dommages au cours de la réplication de l'ADN, etc.) soient transmises au génome et permettent aux molécules qui dirigent les transitions du cycle cellulaire de réagir efficacement. Ces points de contrôle aménagent des pauses dans le cycle cellulaire, ce qui prévient la formation de cellules-filles non viables.

Les diagrammes illustrant la régulation biochimique du cycle cellulaire deviennent de plus en plus complexes et interconnectés au fil des années. Les plus téméraires d'entre nous pourront les consulter sur le site http://www.sabiosciences.com/pathwaycentral ou dans des articles dédiés (e. g. Rhind & Russell, 2012).

Signs along the road to death, la mort cellulaire : rôle des signaux intracellulaires. L'une des meilleures indications que la cellule dirige son destin vient de l'étude des mécanismes qui déterminent la mort cellulaire. Le sens commun voudrait que la mort des cellules résulte de leur sénescence et c'est en partie le cas mais une part significative des morts cellulaires est due à l'activation de circuits biochimiques intracellulaires qui aboutissent au désassemblage de la cellule (mort cellulaire programmée ou **apoptose)** (Ameisen, 2002 ; Huettenbrenner et al., 2003). L'apoptose a été reconnue en premier lieu chez les vers **nématodes** durant leur développement embryonnaire. Aujourd'hui, ce mécanisme est étudié chez de nombreux organismes, par exemple l'apoptose supprime les cellules qui connectent les doigts lors du développement embryonnaire, leur permettant d'être de véritables doigts doués de mouvements autonomes. L'apoptose est aussi associée à certains dommages de l'ADN, protégeant ainsi l'organisme du risque de cancer causé par des cellules déviantes. Chez les végétaux, la mort cellulaire est associée à la défense contre les infections. Après une infection virale ou bactérienne, les cellules atteintes répandent un signal qui fait que la zone infectée est rapidement entourée par des cellules mortes formant une barrière contre la propagation. Dans tous les cas de mort cellulaire, un signalement entre cellules intervient. Les cellules de mammifères exposent des « récepteurs létaux » pour détecter la présence de protéines, telles que TNF**,** le facteur de nécrose des tumeurs qui peut activer une cascade de réactions menant à l'apoptose. Mais les mammifères ont aussi des récepteurs pour la survie (e. g. EGF facteur de croissance épidermique). Lorsque ces

facteurs sont liés à leur récepteur, la transmission du signal de l'apoptose est empêchée. Le programme de l'apoptose passe par l'activation successive de gènes spécifiques. Cependant, de nombreuses preuves s'accumulent montrant que d'autres gènes connus pour leur rôle dans des processus comme la prolifération cellulaire sont activés lors de l'apoptose (Jehn & Osborne, 1997).

Ces études montrent clairement que les cellules ont un rôle actif dans leur destinée. La cellule peut communiquer avec son génome ou celui d'une autre cellule, le génome n'est pas une entité isolée du monde extérieur et il en reçoit de multiples impulsions. Dans un article intitulé « signaux le long de la route vers la mort » Jarpe et al., (1998) mettent en évidence certaines de ces impulsions.

6. 9 « Discussion et conclusions »

Faut-il revoir le dogme central de la biologie moléculaire ? Les principes qui l'étayent ont déjà été exposés, c'est un point crucial de la théorie synthétique de l'évolution. Le génome détient les informations qui gouvernent la structure des séquences d'ARN et des protéines, ce qui détermine les propriétés, le phénotype de l'organisme. Une sentence due à Beadle & Tatum (1941) résume parfaitement cette position : un gène, une enzyme. Mais les faits rapportés ci-dessus évoquent tous une influence du milieu extérieur et de la cellule sur le génome. On sait aujourd'hui que l'ADN ne peut rien seul, il doit interagir avec d'autres molécules présentes dans la cellule avant de diriger les modèles du phénotype (Shapiro, 2006). Dans cette perspective Shapiro affirme que le dogme central a été secoué et d'une manière plutôt vigoureuse. Les positions traditionnelles en génétique regardent le gène comme une mémoire pouvant être lue sans autre possibilité d'intervention. Les données nouvelles permettent d'envisager le gène en tant que mémoire sujette à des changements désignés par l'organisation génétique elle-même et par des interactions avec le milieu cellulaire.

Régulation et transcription. Le génome possède l'organisation et les informations nécessaires pour élaborer des circuits complexes chargés de contrôler son expression. Les circuits comportent des séquences d'ADN capables d'interagir avec des protéines ou d'autres molécules. Ces segments sont généralement répétés parmi de nombreux **loci du génome**. Ils s'intègrent dans de nombreux circuits de régulation, reflétant ainsi deux aspects cruciaux de son fonctionnement.

– Beaucoup d'interactions entre biomolécules sont relativement faibles et demandent à être répétées pour produire un résultat stable. Il y a là aussi une manière de moduler la dynamique des interactions.

– Il est souvent nécessaire d'intégrer l'expression coordonnée de différentes parties du génome pour produire un trait du phénotype.

La réunion de ces deux circonstances assure à la fois la robustesse et la flexibilité des circuits de régulation et en dernier ressort de la transcription car ces interactions complexes peuvent être liées ou séparées aisément. Reste la question de la genèse de ces circuits au cours de l'évolution, problème probablement distinct de celui de l'apparition des séquences codantes. L'intégration de génomes d'origine différente lors de l'apparition des cellules eucaryotes pourrait avoir un lien avec cette organisation complexe (Woese, 2002).

Beaucoup de genres, dont le nôtre, possèdent peu de séquences de ce qui est ordinairement appelé un gène (une séquence d'ADN unique codant une protéine unique). La proportion d'ADN codant représente moins de cinq pour cent de l'ensemble du génome. Par contraste, les séquences répétées constituent une part considérable de l'ADN. Beaucoup de ces séquences peuvent influer sur le fonctionnement du génome, tel que sa réparation, l'initiation de la transcription ou sa réorganisation. Par exemple, le système immunitaire des mammifères possède des capacités de réaménagements de l'ADN qui n'ont guère d'équivalent en biologie. Sans entrer dans les détails, les agents de l'immunité, les **lymphocytes**, utilisent des processus basés sur la coupure et la réunion de séquences d'ADN. Il est maintenant reconnu que les segments spécifiques dévolus à ces modifications de l'ADN dérivent de transposons. Plusieurs raisons expliquent la répétition des segments et des circuits dans le génome. Les réseaux redondants sont beaucoup moins sensibles aux accidents que ne peut l'être une machine hautement efficace mais que la rupture d'un seul composant est capable d'arrêter.

Compte tenu des interactions faibles et transitoires générées par les biomolécules, la redondance des circuits est nécessaire pour stabiliser le système. Il n'est donc pas étonnant de constater cette itération des structures, telle que les domaines de liaison des protéines sur l'ADN et les séquences de reconnaissance des protéines. Seul un état stable garantit la permanence des organismes complexes et paradoxalement, cette stabilité collective autorise l'évolution, l'évolvabilité si l'on préfère, de certaines parties du système, alors que d'autres fonctions vitales, telles que les échanges d'énergie dans la cellule n'ont guère évolué depuis l'origine de la vie.

Le sexe, pour quoi faire ?

Ce titre est emprunté au livre de deux auteurs américains, Thurber & White (1929). Ils ont scruté bien des aspects du sexe, peut-être dans l'espoir d'éclairer un public désabusé. Rien n'est simple avec le sexe, pour ceux qui le pratiquent comme pour les abstinents. Pourquoi tant de difficultés ? C'est que la pulsion sexuelle implique la participation de deux individus et c'est toujours de l'autre que viennent les ennuis. Cette question n'est pas étrangère aux biologistes, ils savent que beaucoup d'organismes se reproduisent très bien et de façon plus efficace sans l'intervention d'un partenaire. Dès lors, pourquoi s'embarrasser du sexe ?

Dans les sciences de la vie, ce qui pose problème avec le sexe, ce sont ses relations avec la théorie de l'évolution. La reproduction sexuée est si répandue et si familière qu'il apparaît très surprenant que son évolution demeure mal comprise et que, jusqu'ici, elle reste une question essentiellement non résolue pour la biologie.

Les premiers taxons connus dans l'histoire de la vie, les **procaryotes**, se reproduisent de manière asexuée, la reproduction sexuée et les **eucaryotes** ont certainement évolué conjointement (Cavelier-Smith, 2002), il y a de cela ~ 2 milliards d'années (durant le **Protérozoïque**). Par la suite, accompagnant la diversification des organismes et leur complexification, la relation sexuée devient le mode dominant de reproduction. La question tient dans ce remplacement et dans le contexte Darwinien elle est habituellement formulée de cette manière : pourquoi les organismes complexes ont-ils adopté la reproduction sexuée et quel(s) avantage(s) en fitness cette reproduction peut-elle avoir sur la reproduction asexuée, expliquant ainsi la prédominance du sexe chez les eucaryotes ? (e. g. Williams, 1975 ; Smith, 1978 ; Bell, 1982). On trouve peu d'exemples de reproduction asexuée chez les eucaryotes pluricellulaires : parmi près de ~ 40 000 vertébrés, seules 74 espèces asexuées ont été décrites et il n'y en a pratiquement pas ni chez les oiseaux ni chez les mammifères. Des observations intéressantes méritent d'être notées : ces taxons asexués se trouvent de préférence dans des habitats pauvres en espèces sexuées, tels que des environnements très variables, les hautes altitudes et

latitudes, les milieux arides ou les îles (Suomalainen, 1950 ; Ghiselin, 1974 ; Glesener & Tilman, 1978). D'autre part, la position de ces espèces sur les arbres phylogénétiques est souvent au sommet des lignées et cela semble indiquer une apparition récente.

7. 1 « Comment définir la reproduction sexuée ? »

Cette reproduction fait intervenir des phénomènes communs à toutes les espèces sexuées mais des modalités distinctes peuvent se présenter selon les taxons. La définition adoptée ici est celle de Becks & Alavi (2015) : il y a reproduction sexuée lorsqu'il y a intervention de la **méiose**, de la fusion de **gamètes** (ovules, spermatozoïdes) venant de parents différents (**fécondation ou syngamie**), suivie par la formation d'une cellule œuf (**zygote)** et de son développement embryonnaire (**embryogenèse)**, le tout résultant dans une nouvelle génération contenant un mélange unique de gènes parentaux. Deux étapes principales se dégagent : séparation (**ségrégation)** des **allèles** avec la séparation des paires de **chromosomes homologues** (méiose, retour au stade **haploïde**) ; **recombinaison** des chromosomes homologues, issus de deux parents (retour au stade **diploïde**) après la fécondation de l'œuf par un spermatozoïde chez les animaux. Maynard Smith & Szathmary (1995) proposent une définition, plus simple mais incluant les deux étapes définies ci-dessus : « par sexe chez les eucaryotes, nous comprenons une alternance plus ou moins régulière de méiose et de fécondation, autrement dit, une succession de stades haploïdes et diploïdes dans le cycle de vie ». Dans la reproduction asexuée, la méiose n'intervient pas et dans la suite les développements sur la reproduction sexuée concerneront principalement les eucaryotes. Pour une discussion plus étendue sur ce thème voir Gorelick & Heng (2010).

D'autres définitions, plus larges, sont disponibles, par exemple celle de Margulis & Sagan (1986) qui incluent la reproduction des procaryotes dans les phénomènes sexuels, à condition que les descendants aient une constitution génétique distincte des parents. Bernstein et al. (1984) présentent une définition qui englobe pratiquement tous les modes d'échanges génétiques connus entre organismes : « c'est un processus par lequel le génome de deux parents est réuni dans un cytoplasme commun pour donner des descendants exprimant certaines portions des génomes parentaux ». Cette définition a le mérite d'attirer l'attention sur les recombinaisons génétiques qui consistent en cassures et réunions de molécules d'ADN, résultant dans la production de nouvelles combinaisons d'allèles. Les **enzymes** nécessaires à ce processus sont sans doute apparues très tôt au cours de l'évolution. La pression sélective imposée aux organismes par le rayonnement ultraviolet, les UV (la protection

par la couche d'ozone n'est pas en place), amène l'évolution de toute une gamme d'enzymes pouvant réparer l'ADN. Elles sont aussi pré-adaptées pour intervenir dans les recombinaisons génétiques. Il arrive que des bactéries excrètent de l'ADN dans leur milieu (aquatique en général) suite à une irradiation par des UV. Souvent, cet ADN est enveloppé dans des protéines qui, d'une part, le protègent et d'autre part, étant plus lourdes que le milieu ambiant, l'eau, s'enfoncent sous la surface, abritant ainsi l'ADN des UV. Des bactéries peuvent absorber cet ADN relativement intact qui leur servira de modèle pour restaurer leur génome (Birdsell & Wills, 2003).

Si dans la conception du sexe de Margulis & Sagan (1986) et Bernstein et al. (1984), la réparation de l'ADN et les recombinaisons qui en résultent peuvent effectivement être interprétées comme une première forme de sexualité ce n'est absolument pas le cas d'après les définitions de Maynard Smith & Szathmary (1995) et Becks & Alavi (2015) qui pour nous prévalent. Selon Graham Bell (2009), les bactéries peuvent se reproduire, absorber et recombiner l'ADN mais elles n'ont pas de reproduction sexuée. Reproduction (naissance de nouveaux individus) et sexe sont souvent confondus car chez les eucaryotes pluricellulaires de grande taille les deux processus sont obligatoirement associés. La distinction est claire chez les microbes. Un microbe eucaryote et haploïde se reproduit de façon végétative (asexuée) durant une période plus ou moins longue (phase haploïde). Ensuite, il produit des gamètes qui fusionnent et il y a naissance d'un individu diploïde. Éventuellement, celui-ci peut aussi se reproduire de façon végétative durant la phase diploïde. Le cycle se referme après l'intervention de la méiose qui rétablit la phase haploïde. Dès lors, la production de nouveaux individus (reproduction) et les phénomènes liés au sexe (méiose, production de gamètes et fécondation) sont dissociés. La représentation de ces événements par le cycle de vie des espèces est souvent d'une aide précieuse.

7. 2 « Le coût du sexe est substantiel »

La reproduction est certainement un des phénomènes essentiels de l'évolution. Un organisme asexué capable de survivre et de se reproduire est bien adapté à son environnement. Ses descendants héritent des mêmes caractères qui ont permis la réussite du parent. Il en est ainsi d'une bactérie qui se divise et donne deux individus, d'une éponge qui produit un nouvel organisme par bourgeonnement ou lorsqu'une plante émet des pousses souterraines horizontales (rhizomes), source de nouveaux individus, chacun ayant le même génome que le parent qui s'est reproduit avec succès. Dans ces conditions, pourquoi prendre le risque de se reproduire sexuellement, de combiner son ADN avec celui d'un autre individu dont, a priori, on ne sait

rien ? (ce qui n'est pas toujours le cas, la sélection sexuelle pourvoyant des éléments d'information mais aussi de fausses informations). Un individu asexué peut, toutes choses égales par ailleurs, produire deux fois plus de descendants portant ses gènes qu'un mâle et une femelle sexuées. Il est aussi assuré que tous ses descendant hériteront d'un génotype bien adapté aux circonstances présentes. Un individu sexué doit aussi payer le coût d'investir dans des comportements ou des attributs destinés à attirer un partenaire, tels que des fleurs, un plumage coloré ou des cornes imposantes. La compétition pour assurer un accouplement ou une fécondation peut résulter dans la production d'un nombre énorme de gamètes dont une faible quantité sera en définitive convertie en descendants. Le sexe est coûteux en termes de temps passé à chercher un partenaire mais aussi de temps nécessaire pour boucler un cycle sexué par rapport à un cycle asexué (Becks & Alavi, 2015). Un individu sexué apte à se reproduire peut aussi échouer à le faire, tout simplement parce qu'il n'a pas été capable de trouver un partenaire. Cela peut intervenir lorsque l'effectif d'une population est trop faible et c'est une cause d'extinction souvent évoquée (**Effet Allee**, e. g. Engen et al., 2003, voir 9. 3. 2).

Dernier point mais pas des moindres, dans une population asexuée chaque individu produit des descendants alors que dans une population sexuée il n'y a que les femelles qui le font, i. e. une seule moitié de la population et on peut estimer, toutes choses égales par ailleurs, qu'une population asexuée produit deux fois plus de descendants qu'une sexuée.

Pourtant, la reproduction sexuée est un caractère pratiquement exclusif des métazoaires. Chez eux, des cas de retour vers la reproduction asexuée sont connus (par exemple, la **parthénogenèse** avec développement à partir du seul **gamète** femelle non fécondé) mais les taxons chez qui elle se développe ne supplantent pas les formes sexuées, au contraire, ces taxons asexués sont, en général, destinés à une disparition rapide. Williams (1975) résume ainsi ce paradoxe : « La possibilité pour le sexe d'être considéré comme une adaptation directe à la reproduction des organismes complexes peut sembler une conclusion aussi fermement établie que d'autres formulées dans la théorie de l'évolution. Cependant, cette conclusion est fausse. Tout autour de nous, des plantes et des animaux se reproduisent sexuellement ou asexuellement. Ainsi, ce que l'analyse déduit comme étant vrai, se révèle être faux d'après une approche empirique. »

7. 3 « Quels avantages pour le sexe ? »

Une différence majeure entre reproduction sexuée et asexuée consiste dans le mélange des gènes permis par la première, avec la ségrégation et la

recombinaison de chromosomes venant d'individus différents (mais appartenant à la même espèce). Dès lors, il est raisonnable de penser que le sexe est bénéfique car il augmente les possibilités de variations génétiques. Par exemple, le sexe peut combiner des allèles bénéfiques, d'origines indépendantes, apparus dans des contextes génétiques différents, créant à l'occasion des génotypes dotés d'une grande fitness (e. g. Muller, 1932). Dans une étude sur les **rotifères**, Becks & Agrawal (2012) montrent que, chez des populations qui rencontrent un nouvel environnement, la reproduction sexuée offre un meilleur potentiel d'adaptation que celui des asexués. Les auteurs estiment que les populations sexuées ont une fitness 1,5 fois plus élevée que les asexuées dans ces conditions. De nombreuses études confirment que le sexe est un avantage dans les environnements fluctuants où les individus doivent s'adapter à de nouvelles conditions (Wolf et al., 1987 ; DaSilva & Bell, 1996 ; Colegrave et al., 2002).

Mais il serait trop simple que les choses restent en l'état. Ce que la reproduction sexuée a fait, elle peut aussi le défaire. Les séquences de ségrégation et de réassortiment des gènes ou des allèles peuvent aussi dissocier des combinaisons génétiques dotées d'une grande fitness et revenir à des génotypes de moindre fitness (Lynch & Deng, 1994 ; Pfrender & Lynch, 2000). Ce « poids » du sexe (poids des recombinaisons) a pu être démontré, toujours chez les rotifères. Dans un environnement stable, les descendants issus de populations sexuées ont une fitness trois fois moindre que celle des populations asexuées (Becks & Agrawal, 2012).

7. 3. 1 Muller's ratchet (le cliquet de Muller)

En génétique évolutive, le cliquet de Muller (Muller, 1932 ; 1964) est un processus maintes fois cité et dans lequel des mutations défavorables s'accumulent chez les organismes asexués en l'absence de recombinaisons des gènes. Sans mixage du matériel génétique les descendants et les parents portent les mêmes gènes et donc la même charge de mutations défavorables qui tendent alors à s'accumuler dans le génome de populations de taille réduite. Les organismes sexués ne subissent pas cette contrainte, grâce aux recombinaisons du matériel génétique permises par cette reproduction. Muller propose ce mécanisme comme une des raisons favorisant la reproduction sexuée par rapport à la reproduction asexuée.

Considérons une population asexuée aux effectifs limités, sans mutations inverses, un déclin de la fitness est inévitable et conduit éventuellement à son extinction. La sélection naturelle peut purger la population des mutations défavorables en éliminant les individus porteurs (morts sélectives). Mais la

possibilité existe que la classe d'individus portant le moins de mutations défavorables (avec la fitness la plus haute) ne produise pas de descendants et disparaisse. Ce phénomène peut être dû à des fluctuations aléatoires agissant sur une population d'effectif limité pouvant éliminer la classe d'individus portant la fitness la plus élevée. Ensuite, une deuxième classe, celle qui représente maintenant la population la plus apte, la moins chargée en mutations défavorables, pourra être éliminée à son tour et ainsi de suite. Felsenstein (1974) baptise ce phénomène le Muller's ratchet, chaque population éliminée correspondant à un clic du cliquet. De toute évidence, si la population est de petite taille, les morts sélectives ajoutées à celles dues à des événements aléatoires peuvent mettre la survie de la population en question, surtout si la classe avec la fitness la plus importante disparaît, le nombre de mutations délétères augmente irrémédiablement. Lorsque les individus les plus aptes ne sont plus là, l'ensemble de la population voit sa fitness décliner rapidement et l'extinction se rapproche.

Gabriel et al. (1993) estiment, sur des bases théoriques, que la durée de vie moyenne avant l'extinction d'une lignée asexuée de faible effectif n'excède guère quelques centaines de générations. Mais la preuve de l'accumulation de mutations défavorables dans les populations asexuées n'est pas entièrement confirmée dans la nature. La relation entre mixage génétique ou son absence et l'accumulation de mutations défavorables n'est pas clairement établie (Cutter & Payseur, 2003). Les comparaisons concernant l'accumulation de mutations défavorables sont difficiles à interpréter, peut-être parce que les génotypes portant des mutations défavorables sont éliminés rapidement des populations. Dans un registre plus technique, le fait que l'extinction de la classe la plus apte soit due à des fluctuations de grande ampleur et non à des fluctuations habituelles génère des difficultés dans l'analyse mathématique de la fréquence du cliquet de Muller (Metzger & Eule, 2013).

La proposition de Muller et les conséquences qu'il en tire supposent une absence de recombinaisons génétiques chez les organismes asexués. Mais des chercheurs soutiennent que les recombinaisons sont aussi anciennes que la vie elle-même (Lehman, 2003). Les premières molécules d'ARN étaient certainement capables de recombinaisons et ce sont les ancêtres des premières lignées asexuées. La persistance et la diversification de ces lignées asexuées démontrent qu'elles étaient certainement capables de corriger les atteintes subies par le génome. Un point important regardant le Muller's ratchet est qu'il concerne les populations d'effectif limité. Au contraire dans une population infinie ou importante, certaines classes de population (les plus chargées en mutations défavorables) peuvent disparaître mais les classes avec la fitness la plus élevée ont beaucoup de possibilités de se maintenir. Dans une

population infinie, toutes les classes de population seront toujours représentées.

7. 3. 2 Mutations, variation génétique et cliquet de Muller

L'information portée par le génome doit être copiée et transmise, c'est le cœur de l'évolution. Mais pour toute copie, des erreurs surviennent, la mauvaise base est insérée ou la molécule d'ADN est endommagée et ne peut être lue. En principe, les cellules disposent de l'équipement pour éviter ces éventualités (voir 6. 1. 3). Si la base erronée est détectée dès le début, la copie fautive du brin d'ADN sera excisée et remplacée par une copie correcte à partir de l'autre brin d'ADN. Mais si l'erreur n'est pas détectée à temps, la base erronée ne peut plus être corrigée et la séquence d'origine est changée. Ainsi le génome peut accumuler des mutations qui seront transmises aux nouvelles générations, la majorité de ces mutations ayant probablement des effets défavorables. Dans le cas où la molécule d'ADN est endommagée ou cassée la cellule possède des moyens de réparer, tels que des protéines ayant la capacité de rejoindre l'hélice d'ADN. L'équipement assurant la réparation peut aussi remplacer l'ADN endommagé : la séquence restaurée est alors incluse dans la suite des **nucléotides**, restituant la séquence d'origine (Marcon & Moens, 2005). Mais où la cellule peut-elle trouver une copie supplémentaire de la séquence pour la réparation ? Les cellules diploïdes des eucaryotes, avec leurs deux exemplaires de chromosomes dits homologues donnent la réponse. Qu'en est-il des procaryotes qui n'ont généralement qu'un exemplaire de chaque chromosome (ils sont haploïdes) ?

Organisation génétique des procaryotes et transfert d'information. Le génome des procaryotes est généralement beaucoup plus petit que celui des eucaryotes (en moyenne, une cellule eucaryote a 1000 fois plus d'ADN qu'une cellule procaryote). Le chromosome des procaryotes est une molécule circulaire. De plus, les procaryotes disposent souvent d'ADN extra-chromosomique, formant de petits cercles appelés **plasmides**. Ces plasmides peuvent intervenir lorsque des conditions difficiles se présentent, par exemple en organisant la résistance aux antibiotiques. Les plasmides sont aussi des acteurs dans les transferts horizontaux de matériel génétique entre bactéries, comme le sont aussi certains virus, les phages qui infectent les bactéries. De plus, les procaryotes peuvent acquérir du matériel génétique directement à partir de leur environnement, matériel génétique provenant de bactéries mortes et qui ont laissé échapper leurs plasmides ou leur chromosome. Ces mécanismes sont connus sous le nom de **transferts horizontaux de gènes**. Chez certaines bactéries, l'acquisition de matériel génétique étranger est si

courante qu'il peut être difficile de déterminer la composition génétique d'une espèce particulière, tant les gènes des individus supposés appartenir à cette espèce varient (Ochman et al., 2000). Voilà qui souligne la fragilité de la notion d'espèce chez les procaryotes.

De petits animaux asexués, les rotifères bdelloïdes, bien que diploïdes, empruntent eux aussi du matériel génétique dans le milieu extérieur. Pratiquement, un dixième du génome des rotifères bdelloïdes est dérivé de sources aussi diverses que des bactéries, des champignons ou des plantes (Nowell et al., 2018). Quoi qu'il en soit, les bactéries utilisent le matériel génétique tiré d'autres organismes pour réparer leur propre ADN, il suffit pour cela qu'elles possèdent l'équipement pour couper et rejoindre la double hélice d'ADN.

Que penser de ces faits ? Il est certainement inexact d'affirmer que les populations asexuées (chez les procaryotes) ne peuvent pas réparer les dommages endurés par leur ADN. De même, le mixage génétique chez les populations asexuées procaryotes est certainement supérieur à ce qu'il est chez les eucaryotes car, chez les premiers, les échanges ne se limitent pas aux seuls membres d'une espèce (des exceptions existent, par exemple les rotifères bdelloïdes) mais ils deviennent de plus en plus rares avec la complexification des organismes. Un deuxième processus s'oppose à l'intervention du Muller's ratchet chez les procaryotes. Le Muller's ratchet peut provoquer l'extinction d'une population d'effectif limité, cela a été dit plus haut, les individus présentant des mutations favorables deviennent de plus en plus rares dans la population, les mutations délétères s'accumulent et l'extinction de la population semble inéluctable. Or cette séquence a peu de chances d'intervenir chez les procaryotes, même si l'on admet une accumulation de mutations défavorables. Pourquoi ? Grâce à leur reproduction et leur croissance très rapides. Certains procaryotes se divisent toutes les 20 minutes. Trois facteurs expliquent cette rapidité : le génome des procaryotes est petit et se réplique rapidement ; leur morphologie (structure) est simple au moins en regard de celle des eucaryotes ; les modalités de la reproduction sont simples, il s'agit d'une fission ou division d'une cellule qui en donne deux. Bien sûr, cette reproduction est asexuée. Dans ces conditions et à un instant donné, même si la population ne portant pas ou peu de mutations défavorables se réduit, la rapidité de sa reproduction lui assure de repeupler facilement le milieu.

De toute évidence, il est difficile d'appliquer le Muller's ratchet aux asexués procaryotes. Par contre, il intervient certainement chez les eucaryotes asexués. D'où l'importance de séparer ces deux groupes qui généralement ne le sont pas clairement et se trouvent confondus sous le terme asexués.

7. 3. 3 Des brindilles sur l'arbre du vivant ? Le sexe est-il la solution ?

Nous avons déjà brièvement abordé la transition de la reproduction sexuée vers la reproduction asexuée chez certains métazoaires (elle concerne aussi les plantes), plusieurs mécanismes potentiels pourraient l'expliquer : réarrangement du génome en présence d'hybridation ou d'organismes symbiotiques tels que ***Wolbachia***. Fondée sur la prééminence de la reproduction sexuée chez les eucaryotes et donc des avantages évolutifs qu'elle doit détenir par rapport à la reproduction asexuée, les eucaryotes asexués sont considérés comme une impasse évolutive (Maynard Smith, 1978 ; Lynch et al., 1993). L'argument principal soutenant l'idée que les eucaryotes asexués supportent un coût évolutif important découle de leur position isolée au sommet des arbres phylogénétiques, distribution dite « en brindille » et chaque lignée a peu ou pas de taxons associés. Ceci est interprété comme la signature de l'extinction accélérée des lignées asexuées et de leur origine récente. L'application de tests et de « **modèles neutres** » aux arbres phylogénétiques confirme partiellement les conclusions précédentes (Schwander & Crespi, 2009 ; Bromhan & Cardillo, 2019). Pourquoi cette impasse évolutive des lignées asexuées chez les métazoaires ? Elle résulterait de causes déjà évoquées, l'accumulation de mutations défavorables, une faible variabilité génétique d'où de faibles possibilités d'adaptation, notamment lorsque de nouvelles conditions se présentent.

Ainsi, selon Rice (2002) et deVisser & Elena (2007), l'argument déterminant en faveur des modèles sélectifs expliquant l'impasse de la reproduction asexuée réside dans des études expérimentales montrant l'accumulation de mutations défavorables en l'absence de recombinaisons génétiques et de l'adaptation plus rapide des systèmes génétiques chez les populations sexuées. Ces études prouvent, d'après Schwander & Crespi (2008 : 37) que, à long terme, le manque de recombinaisons génétiques engendre l'accumulation de mutations, souvent avec des effets défavorables sur la fitness des organismes asexués. Pourtant, un peu plus loin dans le même article, on peut lire : « en dépit des preuves de l'accumulation des mutations, les conséquences démographiques et macroévolutives de ces mutations dans les lignées asexuées restent inconnues » ou « Il y a peu ou pas de preuves montrant que l'accumulation des mutations ou la réduction de la faculté à s'adapter causent une augmentation du risque d'extinction chez les populations asexuées ». Dans la même veine, Getz (2001) met en doute la capacité accrue des populations sexuées à débarrasser leur génome des mutations défectueuses (Kneightly & Eyre-Walker, 2000).

D'autres avantages proposés pour les populations sexuées résident dans la

possibilité d'exploiter un plus large choix de ressources et dans une meilleure adaptation aux variations du milieu. Une lignée sexuée a des descendants qui diffèrent de leurs parents et qui peuvent avoir plus de chances de s'adapter aux changements de l'environnement, à des ressources nouvelles ou à une nouvelle répartition spatiale de ces conditions. Bromham & Cardillo (2019) pensent qu'il existe peu de support pour ces prédictions si l'on considère la répartition géographique des espèces eucaryotes asexuées. Elles se trouvent le plus communément à fréquenter les hautes latitudes et altitudes et la bordure de la distribution géographique de l'espèce parente (Tilquin & Kokko, 2016). Dans ce cas, l'hypothèse d'un avantage des populations asexuées dans ces milieux instables ne peut être écartée, grâce à une dispersion plus rapide et des possibilités de peuplement importantes dans un milieu loin de la saturation. Le coût de la dispersion chez les asexués est moindre. L'établissement d'un seul individu asexué dans un milieu est suffisant pour débuter une nouvelle population, ils doivent être deux de sexes différents pour une population sexuée et encore faut-il qu'ils se rencontrent. Ainsi des lignées d'arthropodes asexuées offrent des exemples intéressants, par exemple chez les insectes hyménoptères (fourmis, guêpes, abeilles). Une étude portant sur près de 800 cas de parthénogenèse chez ces taxons montre qu'ils ont une niche plus étendue (i. e. utilisent plus de plantes) et une distribution spatiale plus large que les espèces sexuées (Van der Kool et al., 2018).

Un autre aspect de l'environnement des organismes tient dans leurs interactions avec d'autres organismes, les parasites en particulier. Dès lors, chaque espèce peut être vue comme étant en constante compétition avec d'autres espèces, l'évolution de l'une suscitant l'évolution de l'autre si elle ne veut pas être éliminée dans cette course qui porte un nom, le modèle de la Red Queen développé par Van Valen (1973) déjà commenté (voir 2. 6. 1). En produisant des descendants ayant une grande diversité génétique, le sexe peut aider une espèce à se maintenir dans cette course, notamment lorsqu'il s'agit de parasites. Si la sélection imposée par la coévolution avec des parasites est suffisamment forte, la reproduction sexuée sera favorisée (Jaenike, 1978) et, chez les espèces pour lesquelles la reproduction asexuée est possible, les hôtes asexués se trouveront là où les interactions avec les parasites sont les moins virulentes. L'escargot d'eau douce *Potamopyrgus antipodarum*, trouvé dans des lacs de Nouvelle-Zélande, est un sujet particulièrement bien approprié à ce genre d'étude, puisqu'il consiste en populations sexuées et asexuées séparées géographiquement. Les populations varient aussi dans la fréquence des individus parasités. Y a-t-il recouvrement entre ces deux types de populations ? Vergara et al. (2013) examinent cette question et montrent que les régions peu profondes du lac abritent, à la fois plus de mâles et plus de

parasites que les régions profondes. Cette étude a été répétée avec les mêmes résultats pour 14 lacs en Nouvelle-Zélande et elle confirme (parmi d'autres, voir références in Vergara et al., 2013) le rôle des parasites dans le maintien de la reproduction sexuée.

Il faut aussi rappeler que le résultat le plus probable de la coévolution de groupes dotés d'interactions négatives est un déplacement de caractères qui diminue l'intensité des interactions et aboutit à une coexistence et non à une évolution qui ne s'arrête pas. Des auteurs comme Ebert & Hamilton (1996) ou Hurst & Peck (1996) prédisent que les parasites et leurs hôtes s'engagent dans une sorte de « course aux armes », concept dérivé de celui de la « Red Queen ». Ici, le sexe est favorisé à travers les variations génétiques qu'il autorise mais ceci n'explique pas la persistance d'espèces asexuées durant plusieurs millions d'années (Getz, 2001). D'autre part, Ladle et al. (1993) montrent que lorsque les populations sont dispersées, par exemple sous le régime des métapopulations ou de la mosaïque géographique, ce qui est le cas le plus probable, la course évolutive ne se met pas en place car les parasites et les hôtes ont des possibilités de dispersion différentes. Les simulations proposées indiquent que les populations asexuées peuvent être favorisées dans ce contexte. D'autre part, la coévolution étudiée par Vergara et al. (2013), même si elle confirme le rôle des parasites dans le maintien du sexe, n'explique pas son apparition ni sa quasi-exclusivité chez les métazoaires.

La conjonction de tous ces doutes montre qu'aucun des postulats expliquant l'apparition et la primauté de la reproduction sexuée ne fait l'unanimité, son évolution et son maintien chez les eucaryotes restent une énigme.

7. 3. 4 Scandale et abstinence, les rotifères bdelloïdes

Les rotifères sont des invertébrés microscopiques (leur taille moyenne se situe entre 0,1 et 0,5 mm), hôtes des eaux douces d'une grande partie du globe. Les vastes possibilités de variations génétiques de ces petits animaux ont déjà été évoquées. Parmi eux, la classe des bdelloïdes consiste entièrement en femelles dont les œufs diploïdes issus d'une **mitose** se développent chez la femelle grâce à la parthénogenèse. Les fossiles leur accordent un âge compris entre 35-40 millions d'années. Les descendants des premiers bdelloïdes se sont diversifiés en plus de 360 espèces, occupant presque tous les milieux d'eau douce du globe. Ce succès semble contredire toutes les théories et les observations prouvant que les lignées de métazoaires asexués ont une plus faible espérance de vie et de diversification que les espèces sexuées. Maynard Smith (1986) expose ce scandale dans toute son étendue à la communauté scientifique, incrédule devant 30 millions d'années d'abstinence sexuelle.

Des recherches avaient déjà montré les particularités du génome des bdelloïdes, laissant supposer qu'ils avaient abandonné depuis longtemps la reproduction sexuée (Birky, 2004). Des doutes subsistaient, cependant, tant l'impossibilité d'une survie de long terme et d'une diversification de métazoaires sans les bénéfices de la diversité génétique apportée par le sexe étaient ancrées dans les esprits. Mais, après la publication d'une étude montrant que les gènes des bdelloïdes ne peuvent pas s'engager dans un processus de méiose (Flot et al., 2013), l'incrédulité n'était plus possible, la reproduction asexuée est le mode exclusif chez les bdelloïdes et aucun « mâle caché » ne risque d'apparaître (Judson & Normark, 1996). Des échanges de gènes entre membres de l'espèce sont possibles (Vakhrusheva et al., 2020), comme des échanges en dehors de l'espèce mais cela ne remet pas en cause l'impossibilité de la méiose. Dans leur milieu aquatique, les bdelloïdes sont capables de survivre à des épisodes prolongés de sécheresse, en entrant dans une période de vie ralentie (voir **diapause**) accompagnée d'une dessiccation des tissus. Ils peuvent rester dans cet état jusqu'à neuf années en attendant le retour à meilleure fortune. Des chercheurs russes ont déniché des rotifères bdelloides qui seraient revenus à la vie après avoir été congelés dans les glaces de la Sibérie pendant 24 000 ans. Après ces épisodes, des transferts horizontaux de gènes avec d'autres organismes participent aux réparations des lésions de l'ADN, ainsi que des mécanismes de recombinaisons impliquant la mitose (Flot et al., 2013), d'autre part ils possèdent de multiples copies de leur génome.

Un état asexué d'origine ancienne est connu chez d'autres organismes, peu nombreux à vrai dire.

Les ostracodes darwinulides : les ostracodes sont des crustacés microscopiques comprenant des formes sexuées et asexuées, dont une famille, les Darwinulidae seraient un groupe asexué d'origine ancienne (Martens et al., 2008).

Mites oribatides : les oribatides forment un sous-ordre des **acariens**, une distribution cosmopolite caractérise plusieurs espèces asexuées appartenant à ce taxon.

Artemia : genre de crustacé vivant dans les lagunes ou les lacs salés. Le genre comprend cinq espèces sexuées et une asexuée (*A. parthenogenetica*). Cette lignée subsisterait depuis au moins 3 Ma. Les *Artemia* sexuées sont, chacune, distribuées sur un seul continent alors que des populations asexuées ont été signalées en Afrique, Asie, Europe et Australie (Triantaphyllidis et al., 1998). Lorsque les conditions de vie se dégradent, les *Artemia* ont la faculté de produire des cystes résistant parfois pendant plusieurs années et donnant naissance à des larves lorsque les conditions s'améliorent.

Lasaea : genre de mollusque bivalve (palourde) qui inclut une espèce, *L. australis*, asexuée et cosmopolite, répartie en plusieurs lignées clonales, avec des différenciations génétiques locales.

Les phasmes : ce sont des insectes connus pour leur mimétisme, avec deux genres, *Bacillus* et *Timema* qui comprennent des espèces asexuées d'origine ancienne, estimées à plusieurs millions d'années (Law & Crespi, 2002).

Y a-t-il d'autres caractères communs à ces organismes asexués, d'origine très variée et relativement anciens ? Schwander & Crespi (2008) voient une corrélation entre les taxons asexués mentionnés ci-dessus et une distribution cosmopolite ou intercontinentale. Cette large distribution peut être reliée à la capacité de dispersion des asexués, facilitée par leur faculté à initier une nouvelle population à partir d'un seul individu femelle. Autre attribut des asexués, leur résistance dans des environnements et des périodes difficiles, grâce à des formes de vie dormantes, des cystes notamment. Selon Finlay & Fenchel (2004) ces stades dormants permettent de maintenir des métapopulations cosmopolites, les cystes pouvant aussi être des vecteurs de dispersion. D'autre part, ces anciens taxons asexués, tels que les ostracodes darwinulides, les bdelloides, les mites oribatides et *Artemia* possèdent des caractéristiques qui réduisent leur risque d'extinction : capacités de dispersion importantes ; existence de stades de vie dormants ; large distribution géographique ; populations nombreuses ; grande fertilité. En manière de parenthèse, les traits évoqués ici appartiennent à deux domaines que l'on oppose souvent, la microévolution (e. g. fertilité des organismes) et la macroévolution (e. g. large distribution géographique) et les niveaux de sélection qu'ils mobilisent ne sont pas les mêmes, l'individu et l'espèce. Cependant, il est clair que chacun participe à une même composante de la fitness, la survie des individus qui, au final réduit le risque d'extinction de la population.

En tout état de cause, le problème fondamental (pourquoi pratiquer le sexe ?) n'est pas résolu et ce n'est pas faute de chercheurs intéressés par cette question. Face à cette énigme d'autres modèles, dits neutres, sont proposés. Dans ce cas, la neutralité ne renvoie pas au génome mais à des processus évolutifs intervenant en l'absence de causes spécifiques comme la sélection naturelle ou les interactions écologiques (Schwander & Crespi, 2009). L'évolution en mode neutre a été formalisée dans le livre fondateur de Hubbell (2001) qui tente de décrypter les processus évolutifs sans prendre en compte les caractères particuliers des individus. En toute certitude, cette théorie résonne comme un schisme au regard de la théorie darwinienne. Quelles sont les propositions de Schwander & Crespi, 2009 ? Ils s'intéressent spécifiquement au passage de la reproduction sexuée vers la reproduction

asexuée. Dans leur modèle, ils supposent que le risque d'extinction des asexués est supérieur à celui des sexués. Janko et al. (2008) montrent que l'apparition de nouveaux clones asexués à partir de la même lignée sexuée compense les extinctions et réduit aussi l'âge moyen des lignées asexuées.

7. 4 « Le sexe à ses débuts »

L'apparition du sexe est liée à celle de la cellule eucaryote, tout au moins si l'on considère, comme nous l'avons fait à la suite de Maynard Smith & Szathmary (1995), que la reproduction sexuée est marquée par l'alternance de phases diploïdes et haploïdes dans le cycle de vie. En d'autres termes, l'apparition de la méiose, établie dans toutes ses étapes, signe l'apparition de la reproduction sexuée. Rappelons que des auteurs comme Margulis & Sagan (1986) portent une autre conception du sexe, plus large si l'on peut dire, qui consiste en remaniements et échanges d'ADN, déjà présents chez les cellules bactériennes.

Dans le registre fossile, les **acritarches** sont connus depuis - 1,65 milliard d'années (Ga) et ce sont des eucaryotes. Une algue présumée, *Grypania* daterait de - 2,1 Ga et des structures de vie organisées évoquant des eucaryotes ont été trouvées dans des schistes du Gabon (formation du **Francevillien** – 2,1 Ga). Au moins, ces datations fixent une date minimale pour la reproduction sexuée, si l'on admet qu'elle accompagne les premiers eucaryotes. Jusque-là, nous avons surtout examiné le passage sexué/asexué, pour la bonne raison que les conséquences de cette transformation peuvent être étudiées chez de nombreux organismes actuels. Mais ce qui importe vraiment, dans le sens de l'évolution de la biosphère, c'est le passage asexué/sexué qui, de l'avis général, a eu lieu durant le Protérozoïque, à partir d'un modèle bactérien (ou d'archées) et l'on sait qu'il est étroitement lié à l'apparition des eucaryotes.

Il est sans doute temps de revenir aux propositions de Maynard Smith & Szathmary (1995) qui, rappelons-le, définissent le sexe comme une succession plus ou moins régulière de méiose et de **syngamie** (fécondation), rythmant l'alternance haploïde/diploïde. Souvenons-nous aussi que les procaryotes ne connaissent ni la méiose ni la fécondation et que toute leur existence consiste dans une phase haploïde. C'est la genèse de l'ensemble de ces phénomènes, liés sous le nom de sexe, que Maynard Smith & Szathmary cherchent à comprendre. Selon ces auteurs, l'ordre des phénomènes pourrait être celui-ci :

1) cycle haploïde/diploïde avec une mitose interne (passage stade diploïde) suivie par une méiose en une seule étape (sans phase de recombinaisons entre chromosomes homologues qui, de toute façon, sont les mêmes car issus d'une

mitose) et retour à la phase haploïde.

2) La fécondation s'invite dans le cycle, les chromosomes de l'individu diploïde sont issus de deux individus différents (mâle et femelle), la méiose restitue le stade haploïde mais toujours sans réarrangement entre les chromosomes homologues, i. e. sans **crossing-over**.

3) Syngamie (stade diploïde), méiose complète, telle qu'on la connaît avec un phénomène de recombinaisons entre chromosomes homologues.

Ce mécanisme est plausible et, même si certaines de ses étapes peuvent être confondues, il a le mérite de souligner les processus nouveaux qui définissent la reproduction sexuée. Comment les interpréter ? Maynard Smith & Szathmary, comme la majorité des évolutionnistes, s'inscrivent dans la tradition darwinienne qui affirme que la présence d'un trait particulier doit être examinée à la lumière des bénéfices évolutifs qu'il apporte par rapport à d'autres individus ne présentant pas ce trait. Les bénéfices potentiels liés à la sexualité sont connus, pouvoir de réparation de l'ADN grâce à la diploïdie, diversité génétique grâce à la syngamie et la méiose. Mais les désavantages du sexe sont tout aussi prégnants, ils ont déjà été détaillés plus haut. Par exemple si l'on compare les individus diploïdes et haploïdes, ces derniers portent moitié moins de mutations et ces mutations sont tout de suite exposées à la sélection et éventuellement purgées. Les individus diploïdes portent donc plus de mutations potentiellement délétères mais elles peuvent être masquées par la seconde copie du gène, qui en outre permettra de réparer ces mutations lors des recombinaisons (Otto & Gerstein, 2008). Au moment de l'apparition des premiers individus sexués (probablement des algues eucaryotes), une comparaison entre organismes sexués et asexués (bactéries et archées), sur la base des bénéfices potentiels associés à la reproduction des uns et des autres, est-elle pertinente ? Lane (2011) affirme que les premiers eucaryotes se reproduisaient de manière sexuée, ils disposaient d'un métabolisme plus efficient, délivrant plus d'énergie à un génome plus étendu que celui des procaryotes. Ces différences présumées auraient permis de nouvelles expériences menant aux eucaryotes sexués grâce à leur plus grande diversité génétique. Lynch & Marinov (2016) rappellent que les procaryotes possèdent la grande majorité des voies métaboliques connues sur terre, il en est de même pour l'ADN et la biomasse. C'est aussi faire peu de cas de leurs possibilités d'échanges génétiques et de leur potentiel de reproduction (e. g. Woese, 2002).

Indiscutablement, les procaryotes ont une reproduction beaucoup plus rapide, des potentialités de diversification génétique et une versatilité du métabolisme sans comparaison avec celles des organismes sexués. Pourtant, la diversité génétique est certainement le caractère le plus souvent mis au

crédit de la reproduction sexuée.

7. 5 « Le sexe réduit la variation génétique ? »

Voici une proposition directe et bien imprudente mais certains aspects de la reproduction sexuée amènent à penser qu'elle limite, plutôt que de favoriser la diversité génétique et c'est la position que je vais soutenir maintenant. En manière d'introduction cette proposition qui s'apparente à une hérésie, n'a en réalité rien de nouveau, elle a déjà été suggérée par Weismann (1891) et même Darwin dans des écrits antérieurs à *l'Origine des Espèces* (voir discussion in Gorelick & Heng, 2010).

Rappelons les faits qui étayent l'argument de la diversité génétique chez les organismes sexués : les nouveau-nés issus d'une reproduction sexuée sont le fruit de l'union de deux gamètes provenant de deux parents différents, donc porteurs de deux lots de gènes différents. Durant la formation des gamètes (i. e. la méiose chez beaucoup de métazoaires) des réarrangements (crossing-over) ont lieu entre chromosomes homologues.

Isolement reproductif. Dans un premier temps, nous allons relire Mayr (1963) qui, dans le cadre du concept biologique de l'espèce, tel qu'il le conçoit, écrit : « les espèces ne sont pas définies par la fertilité des individus mais par leur isolement reproductif. » Le résultat le plus marquant de la reproduction sexuée reste la création d'une communauté d'individus, liée par la reproduction et qui a cessé, en principe, tout échange d'ADN avec d'autres organismes. Ces conditions étant remplies, une nouvelle espèce apparaît, avec son bagage de gènes propres et protégés, par l'intermédiaire de la reproduction sexuée, de tout mixage génétique avec les autres espèces. Même des croisements entre espèces proches sont prohibés tels que l'homme et les grands singes. Shields (1982) soutient que l'isolement reproductif a pour but de contraindre la variation génétique dans les populations. La mise en place de nombreuses barrières à l'échange de gènes entre populations constitue d'ailleurs l'essentiel des travaux relatifs à la naissance des nouvelles espèces (spéciation, voir section suivante). On voit bien ici la différence avec les procaryotes asexués, chez qui les échanges génétiques avec des taxons parfois très éloignés sont la règle. Paterson (1985) critique les idées de Mayr, selon lui la définition de l'espèce ne peut s'appuyer sur la formation de mécanismes d'isolement, un concept négatif avec la difficulté de sélectionner la stérilité. Dès lors, Paterson soutient que la stérilité dérive accidentellement d'autres changements que l'auteur ne précise pas. Mayr propose que la fonction principale de l'isolement reproductif est de donner une protection à un génotype déjà adapté. Templeton (1989) veut redéfinir l'espèce avec son concept de cohésion du génotype qui est assuré par la reproduction sexuée. Mais cette notion de cohésion n'est guère qu'une réécriture, dans un sens

positif, de la définition de l'espèce selon Mayr, car s'il y a bien une cohésion ou une robustesse des structures, elle est obtenue par l'isolement reproductif.

Ainsi, la question portant sur la sélection de l'isolement reproductif et dans le même temps de la reproduction sexuée se profile à nouveau. On pourra toujours dire que cette qualité de robustesse des structures est un avantage qui a pu être sélectionné mais encore faut-il que les structures existent avant de donner prise à la sélection. Rappelons aussi l'aphorisme de Templeton : la stérilité n'est pas sélectionnée.

Méiose et diversité génétique. En manière de bref rappel, la méiose est une étape fondamentale dans le cycle des cellules eucaryotes, elle marque le passage du stade diploïde au stade haploïde, autrement dit la formation des gamètes (spermatozoïdes et ovules) chez la plupart des animaux. Lors de la méiose, une seule réplication de l'ADN (phase 1) est suivie de deux divisions cellulaires successives (phase 2). Au début de la phase 1 (stade **synapsis**) chaque chromosome dupliqué s'apparie avec son homologue formant une structure appelée **bivalent** (ou tétrade) qui contient quatre chromatides, deux maternelles et deux paternelles. Parallèlement à l'appariement des chromosomes homologues se déroulent des processus de recombinaison qui aboutissent à des échanges de matériel génétique (crossing-over) entre les chromosomes homologues.

Dans les premiers stades de la méiose (synapsis), des erreurs peuvent se produire au moment de la séparation des paires de chromosomes homologues (ségrégation) qui entraînent, à l'occasion, la stérilité car les gamètes produits ne sont pas viables (King, 1993). À la fin du stade synapsis, les chromosomes homologues sont connectés l'un à l'autre par l'intermédiaire d'au moins un crossing-over. Ces connexions sont appelées **chiasmas.** Elles sont nécessaires à une ségrégation correcte des chromosomes homologues lors de la première division de la méiose. Diverses études indiquent que le rôle de certaines protéines des familles **MSH** et **MLH**, conservées au cours de l'évolution, est d'inhiber la recombinaison entre des ADN non homologues au cours de la méiose (Santucci-Darmanin & Paquis-Flucklinger, 2003).

Si les deux chromosomes dits homologues sont issus de deux espèces différentes (cas d'hybridation), il y a une forte probabilité d'une ségrégation anormale de ces chromosomes, d'où l'infertilité des hybrides, bien connue chez les mammifères. Maynard Smith (1978) ne dit rien d'autre quand il suggère que les recombinaisons génétiques du début de la méiose sont un mécanisme qui assure un appariement correct des chromosomes homologues. Bernstein et al. (1981, 1988) écrivent que l'une des fonctions de la méiose est la réparation de l'ADN. Dans le stade synapsis, les chromosomes homologues sont associés, permettant la détection et la réparation des brins d'ADN

endommagés. Cette réparation élimine la possibilité de nouvelles mutations et dans le même temps elle diminue la diversité génétique. Le résultat est une étroite ressemblance entre les enfants et les parents. Dans sa thèse consacrée au déroulement de la méiose, Marie Dorme (2022) arrive aux mêmes constatations lorsqu'elle écrit « au niveau de la population, la méiose assure la stabilité du génome, tout en promouvant la diversité génétique individuelle, notamment via la génération de crossovers entre chromosomes homologues. »

Remaniement épigénétique. Durant la méiose, non seulement il y a appariement et échanges génétiques entre les chromosomes homologues mais un remaniement de l'empreinte épigénétique intervient également. L'épigénétique étudie l'influence des facteurs du milieu sur le fonctionnement des gènes et ses modifications passent souvent par le biais de la **méthylation** de certains gènes (transmission d'un groupe méthyle). Par exemple, la méthylation de la cytosine est effacée dans les cellules germinales primordiales mais rétablie dans les gamètes durant la méiose. Cependant, la signature épigénétique ne revient pas à celle qu'elle était dans les cellules de l'adulte soumises à la méiose mais à celle des gamètes ayant donné cet adulte, i. e. à celle des gamètes de la génération précédente. Que signifie ce retour pour l'empreinte épigénétique ? Tout simplement, elle revient en arrière, les modifications épigénétiques qui sont intervenues au cours de la vie de l'adulte ne sont pas prises en compte et la signature épigénétique reste invariable, ou peu s'en faut, à travers les générations. Le remaniement épigénétique de la méiose remet les choses à plat, il supprime une partie de la variabilité épigénétique, celle acquise au contact de l'environnement, pour restaurer un niveau de variations épigénétiques capable de maintenir le développement et les structures de l'organisme.

Sexe et évolution des cancers. Le suivi de l'évolution des cellules cancéreuses amène Heng (2007) à proposer une théorie dans laquelle la reproduction sexuée sert de filtre pour éliminer les génomes altérés. La comparaison entre cellules cancéreuses qui ne connaissent que la mitose et les instances de la reproduction asexuée et sexuée paraît plutôt « forcée ». L'argument est le suivant : un cancer doit être considéré comme un processus évolutif (e. g. Merlo et al., 2006 ; Vincent, 2010), les individus et les cellules se reproduisent et évoluent. Les organismes et les cellules somatiques portent des génomes stables mais sujets à l'instabilité lorsque l'environnement change. Les organismes sexués peuvent réparer et conserver un génome stable grâce à la méiose, chose impossible aux seules cellules somatiques qui ne disposent que de la mitose.

La réunion des chromosomes homologues qui répare les génomes et élimine les combinaisons trop différentes ou les génomes altérés lors de la

méiose ainsi que les remaniements épigénétiques peuvent être compris dans le même sens : maintenir la stabilité du système en limitant la variabilité génétique (Gorelick & Heng, 2010). À partir de ces réflexions, Heng (2009) introduit une autre théorie du génome : elle diffère des théories qui considèrent le gène comme l'unité d'information fondamentale sujette à l'action de la sélection naturelle. Selon Heng, le gène doit être compris comme intégré à l'ensemble du génome. Les recombinaisons dues à la reproduction sexuée modifient les gènes sans altérer le contexte défini par le génome, un certain niveau de diversité est créé pour les gènes, permettant l'évolution du phénotype et facilitant les adaptations aux changements du milieu.

D'autres arguments factuels relatifs au sexe sont liés à la progression de la complexité dans la biosphère : Les premières manifestations de la sexualité correspondent à l'apparition des premières cellules eucaryotes, celles qui marquent une étape cruciale dans la complexification des organismes. La reproduction sexuée accompagne la diversification progressive des organismes, elle devient le mode quasiment exclusif de reproduction chez les animaux les plus complexes, les mammifères par exemple.

7. 6 « Discussion et conclusion »

Le paradigme du sexe favorisant la variation génétique semblait un fait établi depuis plus d'un siècle. À la fin du XIXe siècle, August Weismann suggère que la reproduction sexuée pourvoit à la variation génétique qui permet la sélection de nouvelles adaptations. Cette intuition est largement acceptée même s'il est impossible de montrer comment le sexe et les recombinaisons peuvent générer des variations utiles ni les avantages relatifs pouvant compenser toutes les charges induites (Barton, 2017). Les chercheurs ont régulièrement échoué à présenter une théorie du sexe s'adaptant au cadre néodarwinien, à tel point que Bell (1982) écrit « *Sex is the queen of problems in evolutionary biology, perhaps no other natural phenomenon has aroused so much interest ; certainly none has sowed as much confusion.* » Les avantages prétendus du sexe ont été étudiés par une pléiade de chercheurs, aucun ne fait l'unanimité. Par contre, les désavantages, nombreux, ne sont pas contestés. Pourquoi une telle complaisance à admettre des idées sans véritable preuve ? La première raison pour laquelle les biologistes acceptent que le sexe soit là essentiellement pour produire des variations génétiques réside dans le

constat que les théories de Darwin (1859) et Fisher (1930) demandent un apport continuel de variation génétique.

La thèse défendue ici est réellement en opposition à ces idées. Il est hors de question de nier que le sexe apporte une certaine diversité génétique mais celle-ci est strictement maintenue dans d'étroites limites, notamment avec l'intervention de la méiose. Le sexe agit comme un filtre, éliminant les changements majeurs, tels que des réarrangements chromosomiques de grande ampleur, presque toujours nocifs. Les échanges génétiques ne se réalisent qu'entre individus étroitement apparentés du point de vue génétique (les populations ou l'espèce). Ceci est en contraste marqué avec les procaryotes asexués, capables d'intégrer du matériel génétique venant de taxons variés et très différents. Pourquoi une telle limitation est-elle intervenue ? À la suite de Gorelick & Heng, 2010, de Heng (2019) et dans une moindre mesure de Weismann (1891), de Mayr (1963) et de Templeton (1989), nous pensons que la contrainte réduisant la variation génétique stabilise le génome et permet l'évolution des organismes complexes. Ce qui est possible chez les asexués procaryotes, les bactéries, par exemple, qui s'accommodent et même favorisent des échanges avec des organismes éloignés génétiquement, ne l'est plus chez les eucaryotes pluricellulaires, la complexité ne peut se maintenir que dans un système génétique stable. Le sexe n'est pas le seul concerné dans cette stabilisation des structures, nous l'avons déjà envisagé (voir par exemple le passage ARN – ADN, la transition haploïde – diploïde, la formation du noyau et de la membrane nucléaire, la complexité augmentée du génome, signatures de l'apparition des eucaryotes voir 5. 3. 4). Il est parfaitement clair que la complexité de la biosphère ne se serait pas manifestée sans ces innovations. Un point important à retenir est que la stabilité globale du génome laisse une marge de variation, sans doute limitée, aux gènes. Ainsi, Futuyma (2010) constate que les populations sexuées s'adaptent beaucoup plus lentement que ce que l'on pourrait espérer. Dans ce contexte, à quelques exceptions près, seules des variations d'effet limité sont produites, cet argument rejoint le bricolage évolutif de Jacob (1977), voir aussi Poole et al. (2001). Malgré ou plutôt grâce à la stabilité du génome, l'évolution de la cellule eucaryote a pu se déployer et créer l'inconcevable diversité de la biosphère.

Une autre question doit être examinée : est-il possible de comprendre le sexe dans le cadre de la théorie néodarwinienne ? Tels que les faits sont connus, aucun avantage indiscutable n'accompagne l'apparition du sexe, ce qui met en doute le cadre conceptuel proposé par le néodarwinisme, au moins dans ce cas. Mais il n'est certainement pas le seul, l'exemple de la multicellularité (voir plus haut) présente aussi le même challenge. Il est hors

de doute que le sexe et d'autres structures qui assurent la stabilité des systèmes complexes soient maintenus par la sélection stabilisatrice. Mais le rôle majeur réservé à la sélection naturelle dans pratiquement tous les textes, que personne ne conteste, est de modeler les adaptations à travers les variations génétiques (Vasas et al., 2010). Si la sélection stabilisatrice a maintenu le sexe, elle ne l'a certainement pas créé et tout indique que la sélection « adaptatrice » n'a rien à voir avec cet événement.

Otto (2017) nous donne une clé pour comprendre l'évolution du sexe et celle du vivant en général : faut-il changer le type de questions invariablement posées : « Quel est le mieux » ? par « Qu'est-ce qui évolue » ? ou « Quelles sont les conditions qui permettent l'évolution de la complexité » ? Quoi qu'il en soit, la séparation des populations en espèces distinctes restreint les possibilités de recombinaisons et donc de variations génétiques. La spéciation, qui intervient grâce à des mécanismes d'isolement sexuel, conformément aux idées de Mayr sur le concept biologique de l'espèce, réduit la taille du fond commun génétique pouvant se recombiner. Dès lors, le problème du sexe rejoint celui de la spéciation que nous verrons plus loin.

La spéciation

8. 1 « La notion d'espèce »

8. 1. 1 Une définition pour l'espèce ?

L'origine des espèces a connu un vif regain d'intérêt depuis les années 1980 et cette tendance ne fait que croître car elle se trouve vraiment au cœur de la problématique évolutive. Des ouvrages très documentés sont consacrés à la spéciation, il n'est pas envisageable de les citer tous, en voici quelques-uns (Mayr, 1963 ; Coyne & Orr, 2004 ; Gavrilets, 2004 ; Butlin et al., 2012 ; Nosil, 2012 ; Seehausen et al., 2014 ; Barraclough, 2019). Cette thématique a déjà été abordée brièvement dans la section paléobiologie (2. 2. 3).

La réalité des espèces, la notion d'espèce, elle-même, ont été plus d'une fois mises en doute : s'il existe une façon définitive de définir l'espèce, elle n'est pas encore reconnue, aucune de celles proposées ne fait l'unanimité (Gavrilets, 2003). Il n'y a pas de consensus sur ce qu'est vraiment une espèce selon Barton (2001a) contrairement à Huxley (1940) qui pense que la notion d'espèce peut être circonscrite précisément. Dans une acception plus libre, peut être mieux à même d'être utilisée par les évolutionnistes, opérationnelle pourrait-on dire, Barraclough (2019) écrit que l'espèce est, en effet, la meilleure unité permettant de décrire et de dénombrer la diversité biologique. Aussi, le problème de l'espèce a suscité une quantité considérable de littérature et il existe maintenant près d'une trentaine de définitions de l'espèce (Mayden, 1997 ; Wilkins, 2009).

Une autre difficulté tient à la diversité biologique, résultat de l'évolution. Une définition de l'espèce peut-elle s'appliquer en même temps aux organismes complexes et de grande taille, tels que la girafe et aux microscopiques virus et bactéries ? Près de 1,5 million d'espèces sont désignées actuellement, chacune se signale par la double dénomination Linnéenne, *Homo sapiens* par exemple. À chaque espèce sont associés une description et un spécimen « type », considéré comme représentatif de l'espèce. Seuls les humains échappent à cette convention, aucun spécimen

type n'ayant été désigné. Le paléontologue américain Edward Drinker Cope, fameux découvreur de dinosaures et aussi plein de bonne volonté, s'était lui-même proposé mais, on ne sait pourquoi, il n'a pas été retenu. En principe, le nom d'une espèce ne change pas, sauf circonstances exceptionnelles, par exemple dans le cas où la même espèce a reçu deux noms différents, après les travaux de chercheurs ayant étudié de façon indépendante le même taxon. Dès lors, comme le précise le code zoologique international, la règle de priorité dans le temps s'applique et le premier nom proposé est retenu (e. g. Georgalis, 2017).

Beaucoup d'espèces attendent encore d'être décrites et le total pourrait monter jusqu'à 10 millions, voire nettement plus. Ceci ne comprend pas le nombre d'espèces éteintes au cours des temps géologiques, infiniment plus nombreuses. Parmi les animaux actuels, les insectes fournissent le plus gros contingent d'espèces, les insectes herbivores étant les plus abondants. Le biologiste J. B.S. Haldane, étonné par toute cette diversité, répondit à un théologien qui l'interrogeait sur l'essence divine : « dieu est quelqu'un qui aime beaucoup les scarabées ».

8. 1. 2 Le concept d'espèce

Selon Brookfield, 2002, le cœur du problème de l'espèce se situe, non pas dans le fait que beaucoup d'auteurs aient des idées différentes sur le sujet mais dans l'absence d'observations ou d'expériences permettant de montrer que l'un de ces concepts est capable de s'imposer par rapport à tous les autres. Cela étant, le problème de l'espèce échappe en partie au domaine scientifique, chaque définition devient une convention plus ou moins largement admise. Aussi pertinentes que paraissent les réflexions de Brookfield, elles font tout simplement l'impasse sur un corpus énorme d'études dédiées à la différenciation des espèces, utilisant largement les observations et les expériences et qui montrent que les concepts de spéciation et d'espèce peuvent prendre des modalités très variées. En voici une parmi d'autres. Dans le film *A day at the races* un personnage agressif interpelle Groucho Marx « es-tu une poule ou un homme ? » Groucho réplique nonchalamment « jette du blé par terre et tu verras toi-même ». Mais tout n'est pas aussi simple.

Je reprends ici la définition proposée par Barraclough (2019) : « l'espèce est comprise comme un groupe d'organismes évoluant indépendamment d'autres organismes dont ils sont génétiquement et morphologiquement (phénotypiquement) distincts. » Dans cette version, le concept biologique de l'espèce selon Mayr (1940, voir 2. 2. 3) trouve toute sa place mais il

s'accompagne de différences phénotypiques qui, en pratique, sont souvent les seuls caractères évalués par les taxonomistes érigeant une espèce. D'ailleurs, le Code Zoologique International n'en demande pas plus (site https://www.iczn.org). De même, une étude mesurant le degré d'isolement reproductif chez de nombreuses plantes et animaux révèle une forte cohérence entre des groupes isolés par la reproduction sexuée et des groupements centrés autour d'un même phénotype (Rieseberg et al., 2006).

Dans le meilleur des cas, des organismes sont regroupés dans des espèces lorsqu'ils possèdent une combinaison unique d'état de caractères ou **homologie**. Les homologies sont des attributs uniques dont on pense qu'ils ne sont apparus qu'une seule fois au cours de l'évolution et donc qu'ils dérivent d'un ancêtre commun. Par exemple, la plume est une homologie des oiseaux tout comme la nutrition lactée est l'apanage des mammifères. Mais plusieurs complications interviennent dont une évidente pour ce qui nous occupe : les homologies s'expriment rarement au niveau de l'espèce, il s'agit surtout de figures communes à de grands groupes, comme les mammifères ou les oiseaux ici. Les trois grandes divisions de la vie cellulaire, les bactéries, les Archaebactéries et les Eucaryotes sont clairement différentes les unes des autres, pourtant elles montrent aussi des similarités frappantes : leurs gènes sont constitués d'ADN, traduit sous forme d'ARN pouvant synthétiser des protéines. Les homologies posent un problème plus général, celui de la convergence d'adaptations dont l'origine évolutive est indépendante, question qui a généré une quantité considérable de recherches et de controverses (e. g. G. Wagner, 2001) mais qui sort du cadre de cette étude.

Revenons maintenant à la conception de l'espèce comme groupe génétiquement isolé des autres organismes. L'espèce résulte de l'action de processus cohésifs qui maintiennent l'intégrité du groupe et limitent sa variabilité. La reproduction sexuée apparaît comme un puissant moteur assurant cette cohésion grâce à l'échange de gènes strictement limité à l'intérieur d'un groupe. La spéciation montre l'autre face du devenir de l'espèce : des processus agissent pour défaire cette cohésion et, au final, pour mener à la divergence entre les espèces.

L'isolement reproductif est au centre des études sur la spéciation. C'est aussi ce concept qui sous-tend la plupart des définitions de l'espèce. Pour preuve, l'explosion des travaux sur la spéciation se concentre presque exclusivement sur les mécanismes de l'isolement reproductif et de l'arrêt des flux génétiques. Dès lors, il est clair que la plupart des définitions de l'espèce ont du mal à s'ajuster aux organismes qui n'utilisent qu'épisodiquement la reproduction sexuée. En voici deux exemples.

Procaryotes. Faut-il regarder les procaryotes ou au moins les bactéries

(**Eubacteria**) comme des organismes asexués ? La réponse dépend entièrement de la définition donnée à la reproduction sexuée, comme cela a été vu dans le chapitre précédent (Birdsell & Wills, 2003 ; Bernstein et al., 1984 ; Maynard Smith & Szathmary, 1995). Des processus comme la **transduction**, la **conjugaison** peuvent occasionner des échanges génétiques et des **recombinaisons** entre individus d'un même taxon ou de taxons distincts. Les bactéries montrent une forme d'isolement reproductif car il est prouvé que le taux de recombinaisons décroît avec la divergence des séquences d'ADN entre taxa. Par exemple, il serait difficile d'obtenir des recombinaisons entre génomes de bactéries dont les séquences d'ADN diffèrent de plus de 20 % (Vulic et al., 1997 ; Majewski & Cohan, 1998 ; Fraser et al., 2007). Cependant, Shapiro & Polz (2014) affirment que le déclin des recombinaisons avec la distance génétique semble trop limité dans la nature pour permettre l'isolement de groupes qui n'échangeraient plus de matériel génétique, ceci en position sympatrique (dans le même espace géographique). Des gènes peuvent aussi être acquis par **transfert horizontal** de matériel génétique, souvent via des **plasmides** transmis entre bactéries. Cette procédure ne peut être négligée car 18 % du matériel génétique de la bactérie *Escherichia coli* aurait cette origine (Lawrence & Ochman, 1998). Le taux de transfert dépend de l'identité du donneur, du receveur et du plasmide lui-même (Sheppard et al., 2021).

Les coraux. Les espèces des récifs coralliens se reproduisent de façon asexuée, par bourgeonnement mais aussi sexuée, en émettant des gamètes dans l'eau de mer environnante. Budd et Pandolfi (2016) rapportent les résultats d'études concernant un complexe d'espèces de coraux du genre *Orbicella*. Ce complexe forme des colonies massives dans les mers des Caraïbes et il a longtemps été regardé comme une seule espèce, très variable, avec une plasticité écophénotypique quasiment illimitée. Cependant, des études moléculaires ont montré que cette espèce supposée unique était en réalité un complexe d'espèces. Des barrières à la fécondation entre espèces ont été repérées, comme l'incompatibilité entre gamètes chez *Orbicella faveolata* et les autres espèces ou des périodes de reproduction décalées dans le temps (Levitan et al., 2004). Les choses sont très différentes pour l'espèce *Montastraea cavernosa* qui forme aussi des colonies massives et très polymorphes. Cependant, les données morphologiques et moléculaires divergent car, dans ce cas, le polymorphisme ne correspond pas à l'existence d'un complexe d'espèces. Selon Budd et al. (2012) tous les morphes reconnus partagent le même génotype et aucune **espèce cryptique** n'a pu être identifiée. Plus généralement, l'application des techniques moléculaires à l'évolution des coraux a révélé de nombreuses espèces cryptiques ainsi que des hybridations

fréquentes pouvant aussi bien diminuer (homogénéisation) ou augmenter la diversité morphologique (e. g. Fukami et al., 2004 ; Souter, 2010 ; Vollmer & Palumbi, 2002).

En résumé, chez les organismes sexués des groupes d'individus (espèces), chacun lié par des forces cohésives fortes, peuvent évoluer indépendamment l'un de l'autre. À l'évidence, ces forces cohésives sont beaucoup plus lâches chez les organismes asexués et les mécanismes qui permettent des échanges génétiques entre les groupes sont nombreux. Des réponses adaptatives indépendantes sont plus probables chez les organismes sexués selon Barraclough (2019). Pourquoi ? Les organismes sexués seraient plus à même d'évoluer vers les « optimums » et d'occuper les « *fitness pics* » quand ils se présentent. Les organismes asexués, en moyenne plus petits, ont des taux de dispersion plus élevés ainsi que leurs taux d'échanges génétiques. Ces conditions s'opposeraient à une adaptation rapide à de nouveaux milieux. Cette explication ne semble pas parfaitement fondée, en premier lieu parce qu'il est notoire que les bactéries sont capables de s'adapter et de se diversifier dans une multitude de milieux, pour certains strictement hors de portée des organismes sexués. D'autre part, les recombinaisons renforcent les capacités d'adaptation lors des variations de l'environnement. Le problème n'est pas nouveau et il implique l'apparition des organismes sexués à partir d'un monde asexué, question classique en biologie évolutive et énigme toujours irrésolue malgré une somme de travaux qui n'a guère d'équivalent. Notons une remarque intéressante de Barraclough (2019 : 131) qui évoque la taille des organismes comme une possible clé à ces problèmes. En effet, si la taille peut être considérée comme une approximation de la complexité de l'organisme, il est clair que les êtres les plus complexes ont aussi adopté, presque exclusivement, un mode de reproduction sexué strict.

8. 2 « L'origine des espèces »

Le livre de Charles Darwin publié en 1859, porte le titre *The origin of Species by Means of Natural Selection or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. J'ai peut-être déjà employé l'expression qui va suivre à propos d'autres processus liés à l'évolution mais l'origine des espèces est bien le problème majeur relatif à la diversité biologique, avec celui de l'origine de la vie. Darwin établit définitivement un autre concept central de la biologie, toute forme de vie descend de prédécesseurs qui lui sont apparentés. Les traits d'une espèce sont transmis à partir d'ancêtres, avec de légères modifications sur lesquelles agit la sélection naturelle. Cependant, d'après Margulis & Sagan (2002 : 26), dans les 500 pages de l'origine des espèces,

rien n'est dit sur les modalités de la spéciation. Que penser d'une telle affirmation ?

8. 2. 1 Darwin et la spéciation

Coyne & Orr (2004) présentent un compendium des principales contributions relevant de la spéciation dont celle de Darwin et leur opinion diffère peu de celle de Margulis & Sagan : le livre de Darwin serait beaucoup plus concerné par les changements à l'intérieur des espèces que par l'origine de nouvelles espèces, en dépit de son titre. Cependant, Darwin reconnaît non seulement l'évolution des espèces mais aussi le fait qu'elles se multiplient comme le montre la seule figure illustrant *l'Origine des Espèces*. Une lecture superficielle de ce livre amènerait à dire que Darwin ne poursuit guère plus loin sa recherche des causes de la spéciation dont les raisons se confondent, selon lui, avec l'origine des adaptations. Mayr peut être crédité de ce quasi-rejet des conceptions de Darwin sur la spéciation ainsi que l'écrit Mallet (2008). L'article de Mallet est très intéressant en ce qu'il rapporte les contributions de Darwin au problème de la spéciation d'une façon à la fois entière et concise et qu'il montre qu'elles méritent d'être considérées avec beaucoup plus d'attention qu'elles n'en suscitent ordinairement. Les arguments de Darwin sont exposés tout au long de son livre où il n'y a pas véritablement de section dédiée à la spéciation ce qui rend extrêmement difficile la tâche de rassembler et de résumer ses idées selon Mallet (2008). C'est pourtant ce que celui-ci réalise avec succès et c'est pourquoi j'ai choisi son article comme une base de discussion sur la question de la spéciation. Un autre intérêt de cet article réside dans la présence de longues citations tirées de *l'Origine des Espèces* qui éclairent les idées de Darwin sur la question.

Darwin articule ses arguments autour du problème de l'hybridation et des variations intraspécifiques qu'il décrit longuement chez les populations naturelles et celles des élevages. La sélection naturelle est responsable des divergences morphologiques à l'intérieur des populations, soumises à des contraintes écologiques variées et à des pressions de sélection qui imposent de nouvelles adaptations. Ensuite, les différences phénotypiques cristallisent, en quelque sorte, sous la forme de nouvelles espèces. À partir de quel moment des variations entre membres de populations deviennent des différences qui caractérisent de nouvelles espèces ? S'il existe une réponse à cette question, elle pourrait se trouver dans la définition de l'espèce mais aucune ne fait l'unanimité comme on l'a vu plus haut. Ces définitions révèlent souvent une tension entre variations morphologiques et isolement reproductif. Darwin admet un rôle pour l'isolement sexuel dans le processus de spéciation mais en

aucun cas il ne le considère comme l'agent principal. Ceci découle de la conception de l'espèce adoptée par Darwin, fondée sur des variations morphologiques qui ne peuvent être dues qu'à l'action de la sélection naturelle. Les causes premières de ces variations, les mutations génétiques, lui échappent forcément puisque rien n'est connu de la génétique au moment où il écrit son livre.

L'article de Mallet est organisé comme une confrontation entre les thèses de Darwin et celles de Mayr. Deux idées amènent Mayr à adopter une vision complètement différente de celle de Darwin : 1) sa conception de l'espèce, comme une unité évolutive indépendante des autres organismes avec la reproduction sexuée assurant cet isolement et 2) l'isolement reproductif ne peut évoluer entre des populations qui coexistent. À partir de ces prémices, Mayr (1942) présente sa théorie de la spéciation établie sur l'isolement géographique d'une population (**spéciation allopatrique**). Elle sera rapidement adoptée par la communauté scientifique et devient la référence pour toute étude portant sur la spéciation durant près d'un demi-siècle. Pourtant cette théorie s'éloigne radicalement des idées de Darwin. Les variétés morphologiques qui s'installent à l'intérieur des espèces, sous la forme de la divergence des populations après l'action de la sélection naturelle ne sont plus considérées comme des étapes intermédiaires de la spéciation. Les hybrides sont regardés comme un phénomène annexe, sans rapport avec un processus de spéciation et **l'introgression** possible des hybrides sont aussi rejetée. En dernier lieu, Mayr (1963) avance l'idée que la diversification de la vie aurait été impossible sans la forme d'isolement produite par la reproduction sexuée.

8. 2. 2 La redécouverte de la spéciation écologique

Dans le même temps où Mayr précisait son concept de spéciation, Huxley (1942), connu comme le boule-dog darwinien, regarde les variations intraspécifiques comme une preuve assez évidente de la coexistence (**spéciation sympatrique**) d'individus en voie de spéciation, ce qui, selon lui, démontre la continuité entre variétés et espèces, observations tout à fait dans l'esprit de la théorie darwinienne. Huxley ne sera pas entendu, Mayr (1942) examine les arguments en faveur de la spéciation sympatrique dans un chapitre entier de son livre et vient à la conclusion qu'il n'y a aucune preuve soutenant ce type de spéciation. Les conceptions de Mayr feront autorité jusqu'au tournant du XXe siècle.

Les idées commencent à évoluer à partir des années 1990, la différenciation de formes écologiques est reconnue et elles coexistent dans la

nature en dépit d'échanges génétiques toujours possibles entre elles (e. g. Berlocher & Feder, 2002 ; Drès & Mallet, 2002). **Hybridation** et introgression sont considérées comme des événements communs entre espèces, pouvant contribuer à la spéciation (e. g. Arnold, 1997 ; Coyne & Orr, 2004). Le rôle de l'écologie et de la sélection naturelle est à nouveau regardé comme déterminant, en particulier grâce aux travaux de Schluter et d'autres (e. g. Schluter, 1996 ; 1998 ; Funk, 1998). Un signe incontestable de ces changements vient de la relative mise en retrait des classifications uniquement fondées sur la géographie pour désigner les modes de spéciation, les plus connues et opposées étant la spéciation allopatrique et sympatrique. Le thème de la **spéciation écologique** redevient central dans les études sur le sujet (e. g. Butlin et al., 2009 ; Nosil, 2012). Des prédictions liées à ce processus ont été formulées et peuvent être soumises à vérification, particulièrement celles concernant l'évolution de l'isolement reproductif (e. g. Schluter & Nagel, 1995 ; Funk et al., 2002). Ces prédictions seront testées de nombreuses façons, par des observations sur le terrain, des expériences et l'analyse de données moléculaires, générant un véritable renouveau dans les recherches sur la spéciation. Selon Nosil (2012), il y a spéciation écologique lorsque deux populations soumises à la sélection naturelle, due à des différences de milieu, cessent d'échanger des gènes et divergent en espèces distinctes. Au niveau génétique, la spéciation écologique requiert un mécanisme au cours duquel la sélection sur des gènes conférant des adaptations différentes est transmise à des gènes causant la production de barrières génétiques. Au sujet de la spéciation écologique, il est crucial de saisir le lien entre sélection des phénotypes et isolement reproductif. Or, ce lien est souvent difficile à cerner. Une autre évidence qui se dégage de ces propositions est qu'elles se situent dans l'orbite de la définition biologique de l'espèce, selon Mayr, comme unité génétique et évolutive indépendante, grâce à l'isolement reproductif. Une erreur à éviter serait de confondre spéciation sympatrique (sans séparation géographique) et spéciation écologique. La spéciation écologique intervient aussi bien dans les deux positions géographiques mais dans la spéciation sympatrique, elle sera la cause principale ou même exclusive de la différenciation des espèces.

8. 2. 3 L'isolement reproductif

Ici, nous considérons, après beaucoup d'autres, que l'isolement reproductif est la clé de la spéciation. Le problème paraît simple, pourtant sa résolution a déjà mobilisé une somme étonnante de travaux et de publications, sans parvenir à un consensus fort, sinon de dire que plusieurs mécanismes agissent

mais que leur importance respective n'est pas clairement définie. Pourtant cette solution « bancale » est peut-être celle qui s'approche le plus des modalités de la spéciation telles que les connaissances actuelles permettent de l'appréhender. L'isolement reproductif fait intervenir des composantes géographiques, génétiques et écologiques, ces deux dernières objet et moteur de la sélection naturelle. La sélection est soumise à de nombreuses variations, dues à l'environnement physique et biologique mais aussi à son propre fonctionnement. Elle modifie les capacités de reproduction des organismes ce qui entraîne des variations du milieu et de la fitness de ces organismes, la sélection est dite densité-dépendante.

Quoi qu'il en soit, il faut définir les barrières qui limitent ou empêchent l'échange de gènes entre des populations ou des espèces et aussi comprendre les forces évolutives à l'origine de ces barrières. Deux types de barrières sont généralement reconnues : barrières effectives avant l'accouplement et barrières effectives après l'accouplement (voir ci-dessous, tableau simplifié, d'après Dobzhansky, 1935 ; Coyne & Orr, 2004). Nous reviendrons sur les conditions qui favorisent la formation de ces barrières dans la section consacrée à la spéciation écologique.

I – Barrières avant l'accouplement : elles empêchent la transmission du sperme ou du pollen à des individus d'une autre espèce. Voici les principales

A. Isolation comportementale : elle inclut toutes les différences qui mènent à un manque d'attraction sexuelle entre membres de différentes espèces, prévenant toute forme de copulation.

B. Isolation écologique : barrières reposant sur des différences écologiques entre espèces, considérées comme le résultat d'adaptations au milieu local. Exemples – Isolation de l'habitat : les espèces (ou populations) occupent des habitats différents, bien que situés dans la même aire géographique. Cela prévient les échanges sexuels durant le temps de la reproduction.

– Isolation dans le temps : des espèces (ou des populations) ne se reproduisent pas à la même époque.

– Isolation par la pollinisation : chez les angiospermes, les échanges de gènes entre espèces ou populations peuvent être stoppés ou réduits si des pollinisateurs différents interviennent ou éventuellement si des parties du corps différentes du même pollinisateur interviennent.

C. Isolation mécanique : il y a incompatibilité entre les organes reproducteurs de deux espèces, i. e. la copulation est impossible ou ne produit pas les effets attendus suite à la mauvaise complémentarité mécanique entre organes mâles et femelles.

II A – Barrières post-accouplement empêchent la formation du zygote (barrières prézygotiques) : les gamètes mâles et femelles ne peuvent pas

fusionner, fécondation impossible.

II B – Barrières après la formation du zygote (postzygotiques) : des hybrides peuvent se former suite à la fécondation mais ils ne sont pas viables ou ils sont stériles.

À cela, il faut ajouter les barrières géographiques qui suppriment les contacts entre espèces et qui ne dépendent pas seulement de la biologie des organismes mais aussi d'aléas physiques. Toutefois, les capacités de déplacement propres aux organismes interviennent aussi. Pour certains groupes, on estime qu'une seule barrière suffit à l'isolement reproductif et c'est le cas de la pollinisation chez les Orchidae. Cette constatation est établie sur l'observation que la presque totalité des 25 000 espèces d'orchidées sont pollinisées par des insectes et que la relation pollinisateur-pollinisé est pratiquement exclusive, la même espèce d'insecte pollinisant la même espèce d'orchidée (Paulus & Gack, 1990). D'autres études ont cependant révélé qu'il existait plusieurs barrières aux échanges génétiques dans ce groupe : différences dans l'époque de floraison, habitat isolé, isolation post-zygotique avec des hybrides incapables d'attirer les pollinisateurs (Dressler, 1981).

L'isolement post-zygotique est aussi considéré comme le plus efficace. Muller (1942) estime qu'il est relativement facile d'inverser les barrières fondées sur les divergences du phénotype car ce rétablissement peut dépendre de gènes différents de ceux qui ont produit la première barrière. Par exemple, un ensemble réuni par une préférence dans l'accouplement au sein du groupe (association pour l'accouplement, cf. *assortative mating*) comprenant des formes sympatriques d'épinoches (*Gasterosteus aculeatus*) dépend de la taille des poissons, qui à son tour, dépend du régime alimentaire (Schluter & Nagel, 1995). Ce type d'isolement reproductif peut s'effacer facilement si l'environnement du lac change, entraînant des modifications du régime sélectif de ce milieu.

Par contre, la stérilité des hybrides ou leur inviabilité est beaucoup plus difficile à inverser car elle repose sur des incompatibilités entre allèles de taxons différents ou entre recombinaisons au moment de la méiose. Selon Coyne & Orr (2004), la possibilité d'inversion est obérée car la sélection devrait agir sur les mêmes gènes que ceux affectés et les rétablir exactement dans la configuration originelle. D'autre part, les impossibilités d'appariements entre chromosomes au moment de la méiose sont elles aussi pratiquement impossibles à rétablir. Les auteurs précédents assument que les réarrangements des chromosomes sont certainement un des facteurs importants dans la spéciation.

Si l'isolement reproductif est total entre deux taxons, ils doivent être regardés comme des espèces à part entière (espèces biologiques au sens de

Mayr). Mais beaucoup de populations ayant développé un isolement partiel ne terminent pas le processus et ne deviennent jamais des espèces biologiques (Futuyma, 1987) : soit elles s'éteignent, soit elles fusionnent avec d'autres populations. Les causes sont variées, comme des ruptures dans la sélection causées par des changements de l'environnement, un apport de migrants ou la mise en place d'un équilibre entre isolation et maintien d'échanges génétiques avec d'autres populations (en d'autres termes entre forces cohésives et disruptives).

8. 3 « Spéciation géographique (allopatrique) »

On l'a compris, la spéciation est un processus dynamique qui met en jeu plusieurs étapes. (Allmon, 1992 ; Barraclough & Herniou, 2003 ; Dynesius & Jansson, 2014). Chez une espèce ancestrale dont les membres sont liés par des mécanismes de cohésion tels que des échanges génétiques ou des pressions sélectives communes, quelles conditions peuvent dégrader la cohésion et promouvoir la divergence ? L'isolement géographique est un moteur puissant de ce changement car il réduit ou interrompt les échanges génétiques. La formation de barrières physiques à l'intérieur du domaine de distribution de l'espèce, la migration de certains membres de l'espèce, la disparition d'habitats qui reliaient des populations à l'intérieur du domaine géographique de l'espèce sont tous des événements qui favorisent l'isolement géographique d'une population et sont à l'origine de la spéciation allopatrique ou parapatrique.

Les divergences entre espèces s'accumulent avec le temps (Zuckerkandl & Pauling, 1962), en dehors de toute influence de la sélection naturelle. Les travaux de Wright (1931) et Slatkin (1991) montrent qu'une divergence de type neutre se produit entre des populations si le flux génétique entre populations passe sous un seuil de 1 migrant par génération ($M = N_e m < 1$ avec m taux de migration par individu, N nombre d'individus, M nombre de migrants par génération). Si le flux génétique est supérieur à 1 migrant par génération, la population est dite panmictique, les populations peuvent présenter quelques signes de différenciation génétique mais cette divergence n'augmente pas avec le temps. Ces valeurs démontrent l'intérêt d'une interruption totale ou quasi totale des flux génétiques entre les populations pour qu'elles puissent se différencier et l'isolement géographique procure directement cette condition. Un autre paramètre se dégage de la relation $M = N_e m$. Si N (nombre d'individus) est petit, moins il y aura de migrants, ce qui favorise certainement l'isolement génétique et facilite la spéciation dans les petites populations.

L'autre ressort de la spéciation est la sélection divergente qui résulte de changements dans l'environnement de l'espèce, tels que la découverte de nouvelles ressources (ou leur disparition), l'arrivée de nouveaux concurrents, prédateurs ou organismes pathogènes (ou leur disparition), des variations dans la distribution des ressources ou des conditions physiques propres au domaine d'extension de l'espèce, pour n'en citer que quelques-uns. Le domaine d'une espèce est souvent décrit comme une mosaïque géographique faite de différents milieux plus ou moins connectés (cf. **métapopulations**) et soumis à des variations plus ou moins importantes ou concomitantes. La sélection divergente a donc de nombreuses occasions de s'exercer et c'est elle qui dirige la spéciation écologique. Celle-ci intervient aussi bien dans un contexte de séparation géographique (allopatrie) ou de sympatrie. Mais, d'après Losos (2009), la spéciation et la divergence adaptative, selon les cas, peuvent n'avoir aucune relation ou être intimement connectées.

8. 3. 1 Évidences en faveur de la spéciation géographique (Allopatrie)

Des espèces (ou des sous-espèces) étroitement apparentées ont souvent une distribution géographique séparée (Jordan, 1905 ; Fitzpatrick & Turelli, 2006), ce modèle est même connu sous le nom de loi de Jordan. Les travaux de Mayr (1963) sur les oiseaux de l'Asie du Sud-Est et des îles du Pacifique confirment les premières observations et s'intègrent dans sa théorie de la spéciation allopatrique. Des approches nouvelles liées à la cladistique et aux phylogénies moléculaires permettent de comparer les âges relatifs des taxons. Elles montrent que les nouvelles espèces « sœurs » tendent à avoir une aire géographique séparée alors que les espèces sœurs d'origine plus ancienne peuvent avoir des aires qui se chevauchent, au moins partiellement (Barraclough & Vogler, 2000 ; Lynch, 1989). Cette distribution s'explique aisément dans le cadre d'une spéciation causée par l'isolement géographique. D'autres observations, comme la fréquence de distributions asymétriques montrent que la spéciation implique plutôt des espèces ayant de petites aires géographiques séparées d'espèces ancestrales distribuées plus largement (Barraclough & Vogler, 2000).

L'histoire des Rhinocéros, exposée par Hervé Le Guyader (2022) dans un article vu dans *Pour la Science*, montre l'intérêt des classifications moléculaires et de la paléontologie pour comprendre l'évolution de ce groupe de mammifères. Les cinq espèces de rhinocéros actuelles se partagent entre l'Afrique (rhinocéros blanc et rhinocéros noir), l'Asie (rhinocéros indien) et l'Indonésie (rhinocéros de Java et de Sumatra). La phylogénie de ces espèces a d'abord été établie sur des caractères morphologiques, le nombre de cornes

entre autres. Les rhinocéros africains se trouvent alors réunis avec le rhinocéros de Sumatra. Pendant ce temps, les paléontologues ne restent pas inactifs et découvrent trois espèces fossiles en Eurasie, datant du Pléistocène supérieur (~ 120 000 ans), la Licorne de Sibérie, le rhinocéros de Merck et le rhinocéros laineux. Les premières classifications obtenues avec des caractères morphologiques et quelques caractères moléculaires ne s'inscrivent dans aucun schéma géographique reflétant la distribution des différentes espèces de rhinocéros. Mais, récemment, ces classifications ont été mises en doute par les travaux de Antoine et al. (2021) et de Liu et al. (2021), entre autres, qui utilisent le **séquençage** de génomes entiers pour établir une nouvelle phylogénie des rhinocéros. Or il se trouve que cette nouvelle classification reflète une diversification modelée par la géographie. La licorne de Sibérie apparaît dans le Nord de l'Eurasie (– 35 millions d'années), les rhinocéros africains émergent vers – 15 millions d'années à la suite d'une dispersion en Afrique. Deux autres clades occupent l'Eurasie, le premier avec les rhinocéros indiens et de Java, le second regroupant le rhinocéros de Sumatra et deux espèces fossiles eurasiatiques, le rhinocéros laineux et de Merck. L'hypothèse la plus simple pour expliquer ce mode de diversification est celle d'une suite de dispersions à partir de l'espèce ancestrale (Licorne de Sibérie), ayant isolé géographiquement des groupes, respectivement en Afrique et dans le Sud de l'Eurasie, prélude à une succession de spéciations allopatriques.

Mais, clairement, il existe des exceptions et des espèces ayant divergé récemment se trouvent sur les mêmes aires géographiques (e. g. *Rhagoletis*, mouche des arbres fruitiers, Rosser et al., 2015). D'autres problèmes affectent ces hypothèses notamment celui-ci : les distributions actuelles des espèces peuvent-elles donner des indications nettes sur le mode de spéciation ? Les fossiles et les changements climatiques actuels montrent que la distribution géographique des espèces est mouvante, la capacité de dispersion étant un des caractères distinctifs principaux des espèces. Il n'y a pas de solution évidente à ce problème, des modèles incorporant la dispersion des espèces peuvent être utiles. Skeels & Cardillo (2019) se servent d'une approche Bayésienne pour estimer la fréquence des modes de spéciation géographique. Trente espèces d'animaux et de végétaux sont testées, de nombreuses variables sont prises en compte dans l'analyse, telles que les changements de l'environnement, les déplacements des aires de distribution, la probabilité d'extinction. Les résultats définissent une tendance qui favorise la spéciation à partir de petites populations isolées chez les animaux, rappel flagrant de « **l'effet fondateur, founder effect »** proposé par Mayr, 1954 dans le cadre de la spéciation allopatrique.

À la suite de ces observations et modélisations, Barraclough (2019) écrit

que l'impression dominante est celle d'un « monde allopatrique ». Beaucoup d'espèces ne viennent jamais en contact avant que les barrières aux échanges génétiques et à la coexistence écologique ne soient mises en place. Cependant, une impression différente se dégage de certains cas de spéciations parmi les plus étudiés (e. g. épinoches, drosophiles, poissons-cichlidés). Ces exemples sont effectivement très intéressants car ils sortent du cadre général vu ci-dessus. En réponse, ils ont suscité une pléiade d'études qui, au final, ne s'appliquent qu'à un nombre assez restreint de taxons et dont les résultats sont toujours discutés, ce que nous verrons plus loin. Cela étant dit, l'étude des cas de spéciation est incontournable, pourvu qu'ils s'adressent à un échantillon représentatif de la diversité. Dans la suite, nous examinerons quelques exemples classiques.

8. 3. 2 La spéciation sur les îles océaniques

Les îles offrent une perspective nouvelle pour l'étude de la spéciation en raison de leur surface restreinte. Coyne & Price (2000) ont examiné la spéciation chez les oiseaux hôtes des îles océaniques, a priori complètement isolées. Ces îles sont trop petites pour entrevoir un isolement géographique à l'intérieur d'une île, même pour des oiseaux incapables de voler et donc si spéciation il y a, seule la spéciation sympatrique est possible. Or ces chercheurs n'ont relevé aucune paire « **d'espèces sœurs »** (espèces étroitement apparentées) sur une même île (46 îles ont été testées). Quelques cas d'espèce appartenant au même genre ont été reconnus mais, à l'examen, il s'agissait de colonisations répétées plutôt que de spéciations in situ. Les auteurs concluent que la fréquence des spéciations sympatriques est négligeable chez les oiseaux.

Losos & Schluter, 2000 ont étudié la spéciation de lézards Iguanidae (anoles) dans les Caraïbes. Il n'y a spéciation sur une même île que lorsque sa surface dépasse 3000 $Km^{2.}$ Les espèces vivant ensemble sur des îles plus petites ont pour origine des colonisations répétées. La grande majorité des espèces d'anoles se trouve dans les Grandes Antilles (Cuba, Haïti, Jamaïque, Porto Rico). Schoener (1975) a montré que les quatre espèces d'anoles les plus répandues dans les Caraïbes ajustent la hauteur de leur habitat dans les arbres en fonction de la présence ou de l'absence d'autres espèces d'anoles. Ceci suggère clairement que la compétition interspécifique joue un rôle important dans la structure des populations d'anoles. Si l'on compare les anoles des Grandes Antilles, une observation s'impose : les mêmes types écologiques et morphologiques se retrouvent sur chacune des quatre îles, ils sont appelés écomorphes. Williams (1972) introduit le terme d'écomorphe

pour désigner ces lézards, spécialisés dans un habitat bien particulier. Six classes d'écomorphes sont identifiées et les espèces de mœurs similaires occupent des micro-environnements similaires, étagés suivant la hauteur des arbres. La définition d'écomorphe par Williams a plusieurs composantes : espèces ayant le même habitat (ou niche), de morphologie et de comportement semblables mais pas forcément étroitement apparentées.

La présence d'au moins quatre écomorphes, parmi les six connus, sur toutes les îles des Grandes Antilles peut être expliquée par au moins deux hypothèses : 1 – Chaque espèce apparaît sur une île et colonise les autres îles. 2– Elles apparaissent indépendamment sur chaque île et ne sont donc pas étroitement apparentées. Les études phylogénétiques à partir de l'ADN de chaque écomorphe contredisent la première hypothèse, l'ADN des mêmes écomorphes situés sur les quatre îles montre des séquences nettement différentes. Le phénotype des écomorphes est semblable mais pas leur génotype, ils ne sont pas étroitement apparentés. Clairement, chaque classe d'écomorphe a évolué de façon indépendante sur chaque île mais le résultat de cette évolution a donné des écomorphes qui, chacun, occupent la même fonction écologique, avec des morphologies et des habitats identiques. Gould (1989) a toujours défendu l'idée de contingence historique en évolution : si l'évolution était rejouée, elle serait radicalement différente de celle que l'on connaît. Chez les anoles des Grandes Antilles, l'évolution s'est répétée, inchangée, au moins quatre fois (Jackman et al., 1997). Dans son livre consacré aux anoles et dont nous avons déjà parlé (voir 2. 6. 1), Losos, 2009 s'intéresse particulièrement au mode de spéciation des écomorphes. Ici, les conditions semblent idéales pour une origine sympatrique de ces espèces. Mais Losos ne retient pas cette hypothèse. Chez les anoles, deux caractères permettent aux membres d'une espèce de se reconnaître : la forme et la couleur de la crête située sous le cou et les mouvements de la tête, autrement dit ce sont des barrières permettant l'isolement reproductif. Losos retient l'idée que pour comprendre la spéciation chez les anoles, il faut aussi comprendre pourquoi ces caractères divergent. Pratiquement aucun cas n'est connu où deux espèces sympatriques d'anoles présentent des crêtes similaires ou les mêmes mouvements de la tête. Une possibilité expliquant ces manifestations serait qu'elles constituent une barrière évitant la reproduction avec un individu d'une autre espèce en situation de sympatrie mais dans l'état actuel des recherches, rien n'indique qu'elles puissent être la cause des spéciations.

Géographie de la spéciation chez les anoles. L'existence d'espèces différentes mais apparentées sur des îles proches, Cuba et Haïti, suggère une spéciation allopatrique. Au contraire, le scénario d'une spéciation sympatrique

s'impose naturellement pour l'évolution des écomorphes vivant sur les mêmes îles et dans les mêmes milieux. Les Petites Antilles n'abritent qu'une ou deux espèces, réparties sur toute l'île. De façon similaire, sur les Grandes Antilles, chaque écomorphe est le plus souvent représenté par une espèce, répandue sur toute la surface de l'île. Une première déduction plausible, selon Losos (2009) est qu'une espèce ancestrale d'anole sur une île aurait été répandue sur toute sa surface. À partir de là, il est plus simple d'assumer une spéciation sympatrique pour les anoles.

La **phylogénie** de ces anoles révèle aussi deux points importants. La spéciation s'est déroulée à l'intérieur de chaque île, lorsqu'elle a eu lieu, peu d'exemples de dispersions entre les îles sont connus. Enfin, la spéciation se limite à peu près entièrement aux îles de grande taille (Les Grandes Antilles) et aucune **espèce sœur** ne naît sur des îles plus petites que Puerto Rico (Losos & Schluter, 2000). Plusieurs hypothèses ont été émises pour expliquer cette distribution : en premier lieu, les espèces seraient arrivées récemment sur les îles de petite taille, n'ayant pas le temps de se diversifier. Des données génétiques montrent que des espèces sur les îles sont isolées depuis plusieurs millions d'années (e. g. Malhotra & Thorpe, 1994) ce qui semble une période suffisante pour qu'une spéciation survienne. De plus, certaines de ces îles étaient reliées à d'autres, plus grandes, durant les âges glaciaires. Une autre possibilité stipule que le milieu n'était pas assez hétérogène pour permettre l'apparition et le maintien de plusieurs espèces. Cette suggestion n'est pas tenable car des îles plus petites et proches du continent peuvent abriter 2 – 4 ou plus d'espèces.

La troisième hypothèse intervient alors : l'absence de spéciation sur de petites îles présentant des milieux différenciés suggère que la spéciation sympatrique n'a pas eu lieu chez les anoles. Considérons la Guadeloupe, une île séparée en deux territoires reliés par un isthme étroit avec une surface de 1628 Km^2. Les vents dominants déterminent un côté humide et un côté sec, de plus le volcan de la Grande Soufrière culmine à 1467 m. Dans cet environnement nettement hétérogène, une seule espèce d'anole prospère, *Anolis marmoratus*, les données génétiques lui accordent un âge de près de 2 millions d'années (e. g. Schneider, 1996). D'après Losos (2009), l'environnement de la Guadeloupe est aussi diversifié que celui de Puerto Rico, une île cinq fois plus grande comprenant dix espèces d'anoles. La conclusion de Losos (2009) est claire : si le processus de spéciation sympatrique était possible chez les anoles, il se serait manifesté sur la Guadeloupe et sur bien d'autres îles semblables (e. g. Dominique ou Martinique). Une séquence d'isolement génétique due à des barrières géographiques est nécessaire à la spéciation chez les anoles, elle est possible

sur les îles de grande taille (Grandes Antilles), elle ne l'est plus sur des îles de la taille de la Guadeloupe. Ces résultats sont confirmés par Pierre Legreneur qui a mené une étude détaillée des anoles de la Guadeloupe (Legreneur, 2015). Les données morphologiques qu'il recueille lui permettent de confirmer la présence d'une espèce unique d'anole en Guadeloupe (*A. marmoratus*).

Dans le même style, Blom et al., 2016 examinent la radiation de lézards australiens, des Scincidae du genre *Cryptoblepharus*, avec 26 espèces connues et dont l'écologie diffère. Les auteurs reconnaissent l'importance de la sélection écologique dans la radiation de *Cryptoblepharus* mais simultanément assument que la sélection seule n'a pas pu produire la diversification des espèces, les nouvelles lignées reflètent surtout l'isolement géographique résultant d'une dispersion suivant la colonisation initiale. Hughes & Eastwood (2006) s'attachent à la radiation d'une plante, le genre *Lupinus* qui comprend près de 81 espèces endémiques dans la Cordillère des Andes, apparues après l'édification de cette chaîne de montagnes (spéciation vers la fin du Pliocène, – 2 à – 4 millions d'années). Les auteurs assimilent la diversification de *Lupinus* à la colonisation d'îles géographiquement isolées. Plusieurs facteurs les amènent à cette explication. En premier lieu, la radiation de *Lupinus* s'effectue sur toute l'étendue des Andes, depuis le Venezuela jusqu'à l'Argentine, cette amplitude crée de multiples opportunités quant à l'isolement géographique, donc la spéciation allopatrique. Ensuite, la fragmentation des habitats de haute altitude, causée par les avancées et retraits de la végétation suite aux fluctuations climatiques du Quaternaire, favorise aussi l'isolement et la diversification de la végétation dans les Andes. Un troisième facteur d'isolement spatial se trouve dans le relief des Andes, montagnes extrêmement disséquées, avec des variations d'altitude très marquées sur de courtes distances. Les auteurs concluent que la diversification de beaucoup de groupes (voir références dans l'article) tient plus à des circonstances liées au milieu extérieur, notamment à la possibilité de barrières géographiques, plutôt qu'à des innovations évolutives.

Une plus grande diversité de taxons est examinée par Kisel & Barraclough (2010), toujours sous l'angle de la surface minimale nécessaire pour qu'une spéciation puisse intervenir. Ils montrent que la probabilité d'une spéciation augmente avec la surface de l'île mais l'échelle varie selon les taxons. Les escargots sont les plus aptes à générer de nouvelles espèces sur une petite surface, avec les plantes à fleurs. Les plus « gourmands » en surface sont les mammifères carnivores, il faut une île de la taille de Madagascar pour qu'ils engendrent de nouvelles espèces. Les capacités de dispersion des animaux (et aussi des plantes avec leur pollen, leurs spores ou leurs graines) sont

certainement impliquées, par exemple des espèces ayant une grande capacité de dispersion peuvent, en principe, maintenir un flux génétique continu à travers l'ensemble de leur aire géographique, interdisant la différenciation de variants dans l'espèce. Mais les choses ne sont certainement pas aussi simples comme le montre l'exemple des oiseaux, qui dans l'échelle établie par Kisel & Barraclough (2010) ne sont pas très loin des lézards et demandent une surface relativement réduite pour la spéciation, dix fois moins grande que celle des mammifères carnivores, alors que leurs capacités de dispersion n'ont guère d'équivalent dans la biosphère. Il est évident que d'autres facteurs que la dispersion sont en jeu, on pense au risque d'extinction particulièrement élevé chez les superprédateurs, donc les mammifères carnivores.

La situation des escargots terrestres dans cet ensemble mérite un détour. Selon l'étude de Kisel & Barraclough, leur spéciation peut intervenir sur des surfaces de moins de 10 Km^2. Éventuellement, des escargots arrivent sur les îles océaniques, certainement transportés par des oiseaux (sous forme d'œufs). Après cette dispersion sur de longues distances, ils reprennent leur train de vie paisible et la lenteur de leurs mouvements favorise l'isolement géographique et les conditions pour la spéciation. La sélection et la divergence adaptative ne sont pas nécessaires pour la spéciation des escargots, ainsi que chez les salamandres, l'isolement géographique et la dérive génétique qui en résulte paraissent des conditions suffisantes pour que la spéciation intervienne chez ces groupes qui montrent peu ou pas de différences adaptatives (Gittenberger, 1991 ; Kozak & Wiens, 2006 ; Wake, 2006).

8. 3. 3 Distribution des espèces et évidences géographiques

Nous allons maintenant revoir quelques arguments classiques en faveur de la spéciation allopatrique (cf. Coyne & Orr, 2004). Le principe de ces arguments est déjà présent dans la loi de Jordan, telle qu'énoncée par Allen, 1907 « étant donné une espèce dans une région, l'espèce parente la plus proche aura peu de chances de se trouver dans la même région mais plutôt dans une zone adjacente séparée de la première par une barrière géographique ». Naturellement, la biogéographie s'est aussi emparée de cette question (e. g. Brown & Lomolino, 1998).

Les marges de la distribution des espèces correspondent à une barrière géographique (ou climatique). L'isthme de Panama qui réunit les deux Amériques, offre de nombreux exemples de distribution d'espèces illustrant la spéciation allopatrique après émergence d'une barrière géographique. L'isthme s'établit, il y a ~ 3 millions d'années, les faunes du Pacifique et de l'Atlantique se trouvent séparées et évoluent dans des milieux marins qui

diffèrent, entre autres choses, par la salinité, les courants, la température, la turbidité. Plusieurs paires d'espèces sœurs ont été étudiées de part et d'autre de l'isthme, dont une crevette du genre *Alpheus*. La phylogénie moléculaire révèle 7 paires d'espèces sœurs dans le genre, avec chacune un membre dans l'Océan Pacifique, l'autre du côté de l'Atlantique, dans la mer des Caraïbes. Des essais en laboratoire montrent un fort isolement reproductif entre membres de chaque paire : en moyenne, seul 1 % des rapports sexuels entre espèces sœurs donnent des individus fertiles. Cependant, ces paires n'ont pas divergé au même moment, elles s'isolent durant une période allant de – 3 à – 10 millions d'années (Knowlton & Weigt, 1998). Est-ce un argument contre la spéciation allopatrique si l'on considère la date d'émergence de l'isthme de Panama (- 3 Ma) ? L'isthme s'élève graduellement et sa formation complète est le résultat d'un long processus qui dure depuis plus d'une dizaine de millions d'années, ce qui permet d'affirmer que la spéciation allopatrique a pu se dérouler durant toute cette période. En effet, des espèces différentes de crevettes vivent à des profondeurs différentes et les espèces vivant à grande profondeur sont les premières à être séparées. Pour preuve, les paires d'espèces les plus anciennes sont aussi celles qui vivent dans les plus grandes profondeurs. On trouvera bien d'autres exemples dans les ouvrages consacrés à la spéciation (voir ci-dessus).

Correspondance des limites de distribution ou des zones d'hybridation entre plusieurs taxons. La logique de l'argument est la suivante : si plusieurs paires d'espèces parentes ont des limites de distribution qui se rejoignent au même endroit, la spéciation a dû intervenir dans des localités séparées (allopatrie) et la distribution actuelle reflète un contact secondaire entre des espèces déjà différenciées, après disparition des barrières géographiques. Cette hypothèse ne prend de consistance que si l'existence d'anciennes barrières géographiques peut être démontrée, ce qui est de la compétence de la biogéographie.

L'Amérique du Sud est un domaine de choix pour de telles études, les limites de distribution de beaucoup d'espèces parentes coïncident dans des groupes divers, papillons et oiseaux notamment. La théorie des refuges, formulée par Haffer (1969, 2008) donne une réponse à cette concordance des limites de distribution, notée surtout dans le Bassin de l'Amazone. Haffer suggère que durant les âges glaciaires, la forêt amazonienne subit plusieurs cycles de contraction et d'expansion qui favorisent l'isolement des populations et donc la spéciation allopatrique. Haffer identifie une dizaine de refuges potentiels pour la forêt, à partir d'études climatiques et de la distribution actuelle des oiseaux dans l'Amazonie. Ainsi la théorie des « refuges glaciaires » répond à une question majeure, qui n'est autre que celle

posée implicitement par Darwin : comment expliquer la diversité des espèces ? L'hypothèse des refuges de l'Amazonie est attractive car elle s'applique à de nombreux taxons, elle établit un lien clair entre l'histoire biogéographique d'un territoire qui abrite une des faunes et des flores les plus diverses du globe et un mécanisme évolutif, l'isolement géographique, qui crée de nouvelles espèces à l'origine de la diversité. De plus, cette hypothèse se prête à des tests de toutes sortes qui permettent de vérifier sa rigueur et ses implications. L'hypothèse des refuges ne tarde pas à devenir populaire chez les biologistes et le mot hypothèse est bientôt remplacé par celui de théorie. Le paradoxe de l'extraordinaire diversité biologique d'une zone relativement stable comme l'Amazonie semble résolu par la dynamique de la rétraction/extension de la forêt en réponse aux épisodes glaciaires/interglaciaires (Vuilleumier, 1971). Les critiques envers cette théorie commencent à prendre de l'ampleur au tournant des années 1980. Elles concernent tous ses aspects, depuis l'importance des variations climatiques, l'extension des zones de savane séparant les refuges forestiers, le tempo des spéciations et aussi une certaine circularité de l'argument qui consiste à utiliser la distribution actuelle des espèces comme preuve du mécanisme qui aurait engendré cette distribution (Endler, 1982a). La controverse n'est pas refermée pour autant, plusieurs études montrent l'importance de la spéciation parapatrique dans les **Néotropiques**. Brièvement, la spéciation dite **parapatrique** se situe quelque part entre la spéciation allopatrique et la spéciation sympatrique, elle comporte donc une composante d'isolement géographique non négligeable et Endler (1982 b) prévient qu'il est souvent problématique de distinguer entre spéciation allopatrique et parapatrique. L'article de Gomes da Rocha & Kaefer (2018) résume les étapes de la controverse, ces auteurs reconnaissent que beaucoup d'arguments en faveur de la théorie originale ont été questionnés ou même falsifiés, cependant les données disponibles favorisent toujours l'intervention de la spéciation allopatrique ou parapatrique (e. g. Hall & Harvey, 2002).

D'autres terrains ont été évoqués en tant que refuges probables durant les ères glaciaires, e. g. Keast (1961) en Australie, Moreau (1966) en Afrique et Godwin (1975) en Europe. Dans ce contexte, Livingstone (1967) et Moreau (1963) ont fourni des preuves de changements dans la végétation et le climat de l'Afrique, ayant séparé des populations qui cohabitaient autrefois. La théorie des refuges glaciaires s'est aussi étendue aux aires Méditerranéennes et Asiatiques et des « hot spots » de diversité ont été isolés au niveau de ces refuges. Médail & Diadema (2009) montrent qu'il y a une nette congruence entre la distribution des refuges et celle des aires de forte diversité floristique sur la côte Méditerranéenne. Des conditions climatiques locales plus

favorables que celles connues dans les environnements glaciaires ont pu mener à limiter les extinctions et, grâce à l'isolement géographique, procurer des opportunités permettant aux espèces de diverger (Tzedakis, 2009). La formule de Stebbins (1974) semble tout particulièrement appropriée ici : ces refuges servent aussi bien de « musées » pour la conservation des espèces que de « berceau » pour leur diversification.

Concordance entre des barrières géographiques actuelles ou anciennes et discontinuités génétiques à l'intérieur d'une espèce. Cet argument fait appel à des variations brutales dans la fréquence des allèles à l'intérieur d'une même espèce, ruptures qui se produisent au même endroit chez plusieurs espèces. Avise (1994) a initié ce type d'étude à l'aide d'ADN mitochondrial (ADNmt), l'examen des variations génétiques intraspécifiques dans l'espace géographique est depuis appelé « **phylogéography** ». Un exemple notable figure plusieurs espèces réparties pratiquement sur toute la côte Est des USA et particulièrement autour de la péninsule de Floride. Toutes ces espèces présentent une division importante dans l'arrangement de leur ADNmt au niveau de la Floride. Cette péninsule, telle qu'elle est constituée actuellement, est déjà un élément de rupture dans la géographie de la côte Est des États-Unis, qui isole partiellement deux sections de côtes, l'une exposée vers l'Atlantique, l'autre vers la mer des Caraïbes. De plus, Avise (1994, 2000) suggère qu'une véritable barrière géographique s'est formée durant la glaciation quand le niveau marin s'est abaissé et que la péninsule de Floride s'est agrandie. Ces observations montrent que la séparation géographique favorise les différences génétiques mais qu'elle n'aboutit pas forcément à la spéciation, ce qui reste en accord avec la théorie allopatrique.

Il résulte de ces observations (et de bien d'autres que nous n'avons pas détaillées, voir Coyne & Orr, 2004) que les circonstances géographiques et les barrières aux échanges génétiques qu'elles maintiennent sont des facteurs déterminants dans les mécanismes de la spéciation. Rabosky & Matute (2013) ont compilé des données concernant l'isolement reproducteur et la diversification des espèces chez *Drosophila* et les oiseaux. Ils ne trouvent aucune corrélation entre le degré d'isolement post-zygotique et la diversité. Ces auteurs concluent que la spéciation dépend plus des conditions établies par les barrières géographiques que des mécanismes de l'isolement reproducteur. Toutefois, ceci ne doit pas être interprété comme une indication du peu de conséquences de la mise en œuvre de ces mécanismes et des facteurs écologiques qui les déterminent.

8. 4 « La spéciation écologique, évidences et problèmes »

La spéciation écologique a pour propos d'établir le rôle de la sélection naturelle (disruptive principalement) dans la formation des espèces, autrement dit dans l'évolution de l'isolement reproductif. Implicitement, ce dessein considère comme acquise la définition de l'espèce par Mayr. L'intervention de la sélection naturelle dans la diversité des phénotypes et des génotypes ne se discute pas. Mais dans quelle mesure et par quels mécanismes ce processus est-il responsable de la diversification des espèces ? Par exemple, des populations s'adaptent à des environnements différents grâce à la sélection divergente et acquièrent des caractères particuliers pouvant être liés à leur aspect, leurs organes des sens ou leur comportement. De ce fait, ces différences peuvent initier des préférences dans le choix de partenaires sexuels à l'intérieur ou entre les populations, premier stade de l'isolement reproducteur, ouvrant la voie vers la séparation en deux espèces. Mais le chemin entre ces deux étapes est long, l'isolement reproducteur complet est difficile à atteindre en situation de sympatrie puisqu'une faible proportion d'échanges génétiques entre populations divergentes suffit à maintenir l'intégrité de l'espèce.

La sélection est dite disruptive quand elle agit dans deux directions contraires qui déterminent la séparation en deux populations (voir sélection 3. 4. 1). Les agents de la sélection disruptive peuvent être des facteurs biologiques ou physiques, tels que la disponibilité des ressources ou des changements climatiques. La spéciation écologique se présente sous plusieurs aspects, chacun avec des modalités qui se prêtent à certaines prédictions et donc offrent des occasions différentes de tester l'action de ce type de spéciation (voir Nosil, 2012).

8. 4. 1 Approches comparatives

Il s'agit de voir si la divergence écologique et l'isolement reproducteur sont corrélés, indépendamment du temps (Funk et al., 2006). Le temps est contrôlé car il intervient dans la distance génétique entre les paires de taxons étudiées, sous la condition que la distance génétique soit une bonne approximation du temps passé après la divergence. Par exemple, Funk (1998) examine l'importance de l'isolement sexuel entre trois populations de *Neochlamisus* (un scarabée des arbres). Les deux populations qui se nourrissent sur deux plantes distinctes (saule et érable) ont un degré d'isolement sexuel plus marqué que la population se nourrissant sur le même arbre (ici l'érable). Cette divergence intervient indépendamment du temps écoulé depuis le début de la divergence comme le prouve le degré de différenciation de l'ADNmt chez les populations vivant sur des hôtes

distincts, qui est le même que celui de la population vivant sur le même hôte. Rappelons que l'ADNmt est un bon marqueur du temps écoulé car il mute spontanément et uniformément au fil des générations. Il est alors vraisemblable que la divergence écologique permette de prédire l'isolement reproductif, plutôt que le temps qui conditionne la dérive génétique. Une approche statistique utilisant plus de 500 espèces liées à plusieurs plantes (Funk et al., 2006) montre une association significative entre l'importance de l'isolement reproducteur et la divergence écologique. Ces études s'accordent avec l'hypothèse qui implique un rôle important de l'adaptation écologique dans la spéciation.

Spéciation parallèle. L'idée générale est la même que celle évoquée précédemment : il s'agit de comparer le degré d'isolement reproducteur atteint par des taxons en présence ou en l'absence de pressions sélectives imposées par l'environnement. Dans la spéciation parallèle (voir Schluter & Nagel, 1995), plusieurs paires de taxons apparentés évoluent de façon répétitive, ceci dans des localités séparées, chacune avec une paire de taxons ayant des environnements semblables. Le résultat de cette évolution parallèle est la différenciation de formes présentant chacune des adaptations particulières dans une localité, adaptations répliquées dans l'ensemble des localités ayant le même environnement. C'est un cas d'évolution parallèle de traits similaires dans des populations indépendantes (séparées géographiquement), vivant dans des environnements semblables. Un autre résultat de l'évolution parallèle est que les paires de populations ayant acquis des adaptations différentes en sympatrie montrent un degré d'isolement reproducteur plus élevé que les populations écologiquement similaires de même âge. En d'autres termes, l'isolement reproducteur entre des populations écologiquement similaires est faible, même si elles sont originaires de localités différentes. Inversement, l'isolement reproducteur entre des populations dont les adaptations divergent est important, même en sympatrie.

Approches expérimentales de la spéciation parallèle. Des essais menés avec des drosophiles prouvent que la spéciation parallèle peut être initiée en laboratoire. Des lignées de drosophiles sont élevées dans des environnements semblables ou différents, durant plusieurs dizaines ou quelquefois centaines de générations. Ces lignées connaissent donc des pressions sélectives diverses et, à la fin de l'expérience, les lignées adaptées à des environnements différents sont testées pour savoir si elles ont développé un degré d'isolement reproductif supérieur à celui des lignées élevées dans des milieux semblables. Les résultats de nombreuses études ont été compilés, entre autres, par Rice & Hostert, 1993 et Nosil & Harmon (2009) et plusieurs montrent des résultats positifs, i. e., les populations issues d'environnements différents développent

un isolement reproducteur supérieur à celles venant d'environnements semblables, ceci pour plus de la moitié des expériences. Les résultats positifs s'échelonnent entre isolement reproductif partiel et isolement fort (Nosil, 2012, table 2. 2). Une vision pessimiste de ces résultats consisterait à relever qu'il n'y a aucune sorte d'isolement reproductif dans près de la moitié des expériences. De plus, l'isolement reproductif se manifeste surtout en l'absence de flux génétique (situation d'allopatrie, plus de 25 cas/32 expériences, 78 %) alors qu'en présence de flux génétiques (il n'est plus que de 6 cas/28 expériences, 21 %). L'approche expérimentale montre que la spéciation parallèle est possible mais qu'elle est beaucoup plus probable en situation d'allopatrie, donc en l'absence de flux génétique entre les populations.

Spéciation parallèle dans la nature. Un poisson d'eau douce, l'épinoche (*Gasterosteus*), largement répandu dans l'hémisphère Nord a suscité de nombreuses recherches sur ce sujet (Rundle et al., 2000). À vrai dire, l'épinoche peut aussi vivre en milieu marin d'où elle passe facilement dans des lacs ou des cours d'eau. L'épinoche se présente sous deux formes principales, un poisson effilé, qui se nourrit surtout dans la zone **limnétique** des lacs (zone proche de la surface), à partir de plancton et une forme **benthique**, plus massive, fréquentant le fond du lac où elle s'alimente à partir d'invertébrés. Les paires morphologiques formées par les épinoches se retrouvent dans de nombreux lacs et des analyses génétiques suggèrent que les formes limnétiques et benthiques venant de lacs différents ne sont pas étroitement apparentées. Tout indique que leurs ressemblances résultent d'une évolution parallèle dans des milieux semblables et non d'un ancêtre commun (Taylor & McPhail, 2000). Des essais de reproduction entre formes de lacs différents démontrent que l'isolement reproductif a aussi évolué en parallèle. L'isolement est important entre formes limnétiques et benthiques alors qu'il est peu présent entre formes semblables, même issues de lacs différents.

D'autres observations provenant d'autres systèmes confirment ces résultats, par exemple chez *Neochlamisus* (un scarabée des arbres), chez *Timema* (phasme) ou chez des escargots du genre *Littorina* (voir table 2. 4 in Nosil, 2012). Malgré ces références, la fréquence de la spéciation parallèle dans la nature reste inconnue, d'autant plus qu'il peut exister un biais dans les observations reportées, les expériences donnant des résultats positifs ont tendance à être publiées plus volontiers. D'autres limitations fragilisent la démonstration de la spéciation parallèle comme l'existence de flux génétiques entre formes du même lac ou d'autres lacs et l'invasion récurrente de formes marines dans les lacs (Nosil, 2012).

8. 4. 2 Traits magiques

Cette approche cherche à identifier des caractères modifiés par la sélection divergente (imposée par l'environnement) qui agiraient aussi sur l'isolement reproducteur (isolement avant l'accouplement dans cette circonstance). Voici ce qu'en pense Maynard Smith (1966) : « des gènes adaptant les individus à des niches différentes pourraient modifier les choix de partenaires lors de l'accouplement. Cela paraît très peu plausible ». De tels traits sont qualifiés de « traits magiques » par Gavrilets (2004), soulignant le fait qu'un seul caractère peut agir sur deux fonctions qui, logiquement, reviennent à des caractères séparés. Au niveau génétique, les traits magiques relèvent de la **pléiotropie** (gène déterminant plusieurs caractères), là où un jeu de gènes affecte à la fois des caractères du phénotype mais aussi oriente le choix des partenaires lors de l'accouplement, premier stade de l'isolement reproducteur (Bolnick & Fitzpatrick, 2007). Comme l'indiquent à la fois la remarque de Maynard Smith et l'adjectif magique qui lui est affecté, ce concept reste controversé et de tels traits ont été regardés comme des exceptions dans la nature. Pourtant des exemples existent et ils sont plus communs que ce qui était imaginé. Dans certaines circonstances, l'évolution de traits sous l'influence de la sélection divergente conduit à des différences dans le choix des partenaires sexuels. Voici quelques aperçus : chez les plantes à fleurs, si un trait décale l'époque de la floraison dans une population, il peut y avoir réduction du flux génétique avec d'autres populations dont la floraison n'est pas décalée (Lamont et al., 2003 ; Lowry et al., 2008a). Le même phénomène est connu chez certains insectes (influence de la **diapause**, Filchak et al., 2000 ; Dambroski & Feder, 2007) et chez des poissons.

Au décalage temporel s'ajoute le décalage dans l'espace, les populations ne sont pas statiques mais vont et viennent dans leur aire de répartition qui est elle-même sujette à modifications. Par exemple, des populations utilisent des habitats séparés et l'accouplement a lieu dans un habitat choisi, comportement bien connu chez de nombreux insectes phytophages (Rice, 1984 ; Bush 1969). Les plantes hôtes peuvent varier dans leur chimie et leur morphologie, ce qui entraîne la sélection de traits différents chez les populations d'insectes. La sélection divergente s'exerce, par exemple, sur les conditions de la physiologie digestive. Des transplantations réciproques d'insectes sur des plantes ont été conduites et, dans certains cas, la sélection divergente sur la physiologie d'une population a été détectée (e. g. Via, 1984 ; Sandoval & Nosil, 2005). Plus généralement, une classe de traits magiques intervient dès lors que des individus montrent une aptitude à vivre dans une localité spécifique où ils s'accouplent préférentiellement. Une idée connexe implique

que la sélection contre l'arrivée de migrants est une barrière reproductrice importante (Nosil et al., 2005).

Dans les exemples précédents, le trait sélectionné entraîne forcément des changements dans les flux génétiques entre populations. D'autres traits (dits traits magiques classiques) agissent directement sur les choix des partenaires dans la reproduction, tels que la couleur ou la taille de l'organisme. Servedio et al. (2011) ont revisité les preuves de l'existence de traits magiques. De nombreux exemples apparaissent crédibles mais peu sont entièrement convaincants sauf une petite minorité. Ainsi, les papillons du genre *Heliconius* préfèrent s'accoupler avec des individus possédant des motifs colorés semblables, disposition confirmée à l'aide de modèles en papier coloré (Jiggins, 2008). Les différences de couleur sont à l'origine de l'isolement sexuel et elles expriment aussi une défense contre les prédateurs.

Pour conclure, les traits magiques existent véritablement dans le sens où ils favorisent l'isolement sexuel et la spéciation mais leur importance relative reste à déterminer. Les contre-exemples ne manquent pas et beaucoup de traits sujets à la sélection divergente n'affectent pas le choix dans l'accouplement. L'espèce *Timema cristinae* (insecte, phasme) est soumise à la sélection divergente, elle concerne la couleur, la taille et la forme du corps de l'insecte suivant la répartition entre les espèces hôtes (des végétaux) mais aucun de ces traits ne contribue à l'isolement sexuel (Nosil, 2007).

8. 4. 3 Sélection contre les immigrants et les hybrides

Restriction du flux génétique La sélection contre les immigrants est supposée intervenir à la suite de la sélection divergente, de même, les phénotypes intermédiaires des hybrides peuvent être décalés par rapport aux conditions de l'environnement, les hybrides ont une fitness diminuée par rapport aux individus ayant connu la sélection divergente. Mais la sélection contre les hybrides ne se produit pas nécessairement, ils peuvent conserver une fitness élevée dans des environnements intermédiaires ainsi que cela a été observé chez la plante *Artemisia tridentata* (Armoise tridentée, Wang et al., 1997). Un exemple de sélection contre les immigrants implique l'insecte *Timema cristinae* (phasme) qui présente une forme avec des bandes colorées différemment et une forme sans bande. La survie de chacun de ces morphes dépend de la capacité visuelle des prédateurs à les distinguer et du camouflage assuré par le mimétisme avec la plante hôte. Des immigrants venus d'autres types de plantes hôtes seront beaucoup plus visibles que les formes résidantes et il en sera de même pour d'éventuels hybrides à coloration intermédiaire. Au final, la prédation visuelle sur des formes non cryptiques est susceptible de

réduire le flux génétique entre des formes cryptiques. D'autres exemples concernent des saumons (*Oncorhyncus nerka*) du lac Washington (Hendry et al., 2007).

La réduction des flux génétiques peut donc survenir à travers la sélection contre les immigrants ou les hybrides, sélection qui s'opère grâce à l'adaptation à des milieux différents. L'étiage des flux génétiques peut aussi amener la divergence d'allèles neutres à travers la dérive génétique. Au total, des populations dont les adaptations divergent et qui connaissent un certain degré d'isolement géographique et de différenciation génétique de type neutre ont beaucoup plus de chances d'initier et même de terminer un processus de spéciation que des populations dont l'environnement et l'écologie varient peu. Ainsi Smith et al., 1997 et Thorpe & Richard (2001) rapportent que la divergence morphologique est corrélée à la distance moléculaire chez des oiseaux et des lézards.

8. 4. 4 La sélection divergente

Un point acquis et que nous réitérons assure que la spéciation écologique résulte de la sélection divergente. Un des exemples les plus étudiés concerne les pinsons de Darwin sur l'île de Daphne Major dans l'archipel des Galápagos (voir chapitre sélection). Trois sources de sélection disruptive sont communément reconnues : 1) différences dans l'environnement ; 2) interactions entre les populations et 3) sélection de caractères liés à l'accouplement (sélection sexuelle). Schluter (2000) a déjà produit une revue exhaustive de la sélection divergente et dans la suite je détaillerai surtout un cas dans lequel la sélection contribue à la formation de barrières à la reproduction mais où d'autres mécanismes, cohésifs cette fois, sont aussi présents.

Différences dans l'environnement. Elles sont de toute nature et peuvent entraîner une sélection, à travers des variations dans les ressources disponibles, la température, l'altitude, l'habitat, etc. Un excellent exemple concerne les populations d'insectes vivant sur des plantes-hôtes d'espèces différentes (e. g. Matsubayashi et al., 2010). Les insectes se prêtent à des expériences de transplantations qui permettent de vérifier qu'il y a bien des écarts de fitness pour une population transportée sur une plante autre que son hôte habituel. D'autres organismes que les insectes sont impliqués dans la sélection divergente résultant de différences dans l'environnement. La plante *Mimulus guttatus* (monkey-flowers) est présente dans les milieux côtiers de la Californie ainsi que sur des îles et Lowry et al. (2008 b) constatent l'existence d'une sélection divergente entre les populations des deux milieux, en relation

avec leur tolérance à la sécheresse ou la salinité.

Les expériences de Sara Via. À propos des insectes, Via (1991, 1994) montre qu'il y a une diminution de la fitness chez des populations d'*Acyrthosiphon pisum* (un insecte aphide ou puceron) vivant respectivement sur des plants de luzerne ou de trèfle des prés, lorsqu'elles sont transplantées d'une plante à l'autre. Nous allons examiner plus en détail les expériences menées par Sara Via dans les prairies de l'état d'Iowa (USA). Le simple énoncé que l'exercice d'une sélection divergente entre des populations de pucerons attachées à des hôtes différents entraîne des adaptations locales recouvre une complexité d'interactions biologiques qui mérite plus d'attention.

Le puceron vert du pois (*Acyrthosiphon pisum*) est un petit insecte ravageur de nombreuses cultures, légumineuses en particulier. Ces pucerons se reproduisent par **parthénogenèse** (reproduction asexuée) durant une partie de l'année mais dans les états de New York et de l'Iowa, les hivers sont froids ce qui déclenche un épisode de reproduction sexuée chez les pucerons en automne. Dans ces conditions, les mâles et femelles issus d'un **clone** formé lors de la parthénogenèse sont génétiquement identiques mais la recombinaison des gamètes issus d'individus appartenant à plusieurs clones produit une nouvelle diversité génétique chez les œufs qui vont éclore après l'hiver. Chaque œuf, au printemps, donne naissance à une « fondatrice » qui sera à l'origine d'un nouveau clone parthénogénétique. Les pucerons du pois se trouvent dans un milieu agricole peu diversifié, avec des cultures de trèfle et de luzerne, souvent attenantes, avec quelques prédateurs généralistes, un champignon pathogène et quelques **parasitoïdes**. Ce système relativement simple facilite les expériences, d'autant plus que la pression modérée des prédateurs ne nécessite pas l'emploi de pesticides. Sara Via se propose d'évaluer l'importance de l'adaptation locale des populations et pour cela elle doit disposer d'une évaluation de la fitness des populations sur chaque type de plantes. Suivant la conception de Fischer (1930), la fitness est une propriété individuelle, une estimation de la contribution d'un individu à la croissance de la population. Mais il est difficile de transférer des valeurs individuelles relatives à la fitness (longévité, fécondité) à la dynamique des populations (e. g. Lenski & Service, 1982 ; Lande, 1982). Ainsi Charlesworth (1980) suggère que le taux de croissance de la population est une bonne estimation de la fitness de cette population, ce qui sera appliqué dans l'étude des aphides.

Expérience 1 : transplantations réciproques de clones récoltés sur la luzerne et le trèfle, avec estimation des performances relatives des deux populations, sur leur plante hôte d'une part, sur la plante où ils ont été transplantés d'autre part. Résultats : en moyenne, chacun des clones testés

montre de bien meilleures performances sur la plante hôte que sur la plante où il a été transplanté, ceci pour toutes les variables démographiques testées, longévité, fécondité, taux d'accroissement. Cela étant dit, et en dépit du degré élevé d'adaptation des clones au milieu local, on constate une importante dispersion des résultats. Ainsi, quelques clones ayant pour plante hôte le pois ont les mêmes performances sur la plante « étrangère » (la luzerne dans ce cas) que les clones affiliés à cette plante. La situation inverse est aussi vérifiée. En résumé, il y a donc une forte adaptation locale des populations sur leur plante hôte, signe de l'action de la sélection divergente, malgré une importante dispersion des résultats.

Autres expériences : la première expérience révèle l'existence de deux groupes, l'un spécialisé sur la luzerne, l'autre sur le pois avec peu ou pas de clones intermédiaires. Des expériences sont alors conçues pour tenter de comprendre cette situation (pourquoi ce manque de phénotypes intermédiaires ?). Elles consistent surtout en croisements entre individus appartenant à des groupes différents ou non (lors de la phase de reproduction sexuée) et à vérifier ensuite leurs performances. En moyenne, le nombre d'œufs qui éclosent est élevé (60 %) mais avec des variations importantes. En particulier, dans les croisements entre mâles et femelles issus du même clone, seuls 30 % des œufs éclosent. Selon Via (1994) cette situation indique la présence d'une dépression de consanguinité chez ces populations de pucerons génétiquement proches. Les croisements entre pucerons spécialisés sur la luzerne et le pois produisent moins d'œufs que les croisements entre pucerons établis sur la même plante. De plus, les œufs issus de croisements entre pucerons hôtes de plantes différentes ont une espérance de développement moindre que ceux issus d'un croisement entre membres du même phénotype mais de clones différents. Ces résultats montrent le développement de l'isolement reproductif entre les deux groupes, d'après Via (1994) mais elle précise que les deux phénotypes « luzerne » et « pois » sont toujours aptes à se reproduire entre eux et à donner des descendants viables.

Ces expériences montrent aussi que lors de croisements entre formes différentes, des individus de phénotype intermédiaire apparaissent mais ils sont absents de la nature. Via (1994) propose l'intervention d'une forme de sélection contre les hybrides. Dans sa discussion des résultats, Via pose cette question « les deux populations d'aphides sont-elles en voie de spéciation » ? La sélection divergente qui entraîne les adaptations locales et l'existence présumée de sélection contre les formes intermédiaires sont des signaux forts d'un processus de spéciation. Mais d'autres observations ne vont pas dans le même sens. Chacune des deux populations possède une forte variabilité génétique en particulier pour des allèles dont dépendent les adaptations et il

pourrait y avoir un flux génétique non négligeable entre les deux populations. Les résultats de l'expérience 1 montrent que certains clones ont de meilleures performances sur leur nouvel hôte que sur l'hôte d'origine. Ces exceptions résulteraient de formes ayant récemment migré sur un nouvel hôte et qui, dans le processus de l'expérience, retrouveraient leur hôte d'origine. Ainsi, des migrations d'un hôte vers un autre seraient possibles, entretenant le flux génétique entre populations. Le moment où la migration des aphides survient change aussi la probabilité des flux génétiques. Deux épisodes de migration des aphides, correspondant à la formation d'ailes, interviennent durant l'année, en Juin et en Septembre, celui qui nous intéresse étant en Septembre lorsque la reproduction sexuée commence. Les individus sexués mâles ont des ailes, pas les femelles, les mâles peuvent donc migrer vers un nouvel hôte et s'accoupler, entretenant un flux génétique significatif.

Clairement, comprendre l'évolution et la formation des espèces, même dans un système d'apparence simple comme celui que j'ai tenté de résumer ici, demande une compréhension globale à la fois des organismes et de leur environnement.

Représentation de la sélection divergente, le paysage adaptatif. La sélection divergente est, en principe, inférée à partir de la fitness des individus. Mais se pose alors la question du transfert de cette fitness individuelle vers la fitness moyenne des populations, pour le dire brièvement (voir plus haut, e. g. Charlesworth, 1980). Le paysage adaptatif (voir 3. 3. 2) est une réponse possible à ce problème, puisqu'il localise, sur ce paysage, des pics sur lesquels les populations sont supposées disposer d'une fitness plus grande que celle des populations éventuellement restées sur les parties basses du paysage. Des données écologiques permettent d'esquisser ce paysage, par exemple la taille des graines sur les îles des Galápagos. Plusieurs pics peuvent être déterminés selon les variables écologiques examinées (le paysage est dit rugueux) et les populations qui occupent ces pics peuvent être à juste titre regardées comme soumises à la sélection divergente (e. g. Grant & Grant, 2006). Mais l'exemple des pinsons des Galápagos est aussi très clair en ce qu'il montre que les pics de fitness sont éphémères, soumis aux aléas de l'environnement, du climat dans ce cas précis. D'autres variables, telles que la dépendance de la fitness d'une population à sa densité obèrent largement la portée de cette représentation. Au regard de ces difficultés, Gavrilets (2003, 2004) propose une autre interprétation du paysage adaptatif. Gavrilets prend acte du fait que les pics adaptatifs ne sont pas des effigies immuables du paysage adaptatif, que la fitness individuelle ou étendue aux populations est une valeur éminemment variable. Une combinaison génétique qui confère une fitness élevée dans un contexte particulier peut se révéler beaucoup moins

efficace dans d'autres conditions. Dès lors, des combinaisons génétiques différentes peuvent avoir des valeurs de fitness similaires et le même argument s'applique aux combinaisons de traits du phénotype. Le paysage adaptatif ressemble alors à une surface couverte de rides jointives et peu élevées, de fitness grosso modo équivalente, interrompue par des trous (*holey landscape* selon Gavrilets, 2003) de basse fitness, domaines d'où les populations sont rapidement exclues ou éliminées par la sélection naturelle. Sur ce paysage, les populations peuvent explorer facilement de nouvelles combinaisons génétiques car celles-ci sont de fitness équivalente. Dans le paysage formé de pics adaptatifs, évoluer est nettement plus difficile car les pics sont séparés par des vallées de basse fitness que les populations doivent emprunter avant de gagner un nouvel optimum. Sous l'influence de la sélection disruptive, la valeur moyenne des traits des populations s'éloigne et les phénotypes intermédiaires ont une faible fitness (Schluter, 2000). Cet auteur admet d'ailleurs que peu de choses sont connues sur les mécanismes permettant une dérive vers un nouveau pic et que l'observation des milieux naturels n'offre pas de meilleures perspectives. Selon l'hypothèse de Gavrilets, ce ne sont pas des différences de fitness qui dirigent les divergences évolutives. Le processus peut être qualifié de neutre car les populations ne sont pas séparées par la sélection disruptive mais par une dérive le long de rides de quasi égale fitness, même si des caractères adaptatifs sont conservés. Notons que Wright lui-même pensait que « le mécanisme principal à l'origine de la spéciation… est essentiellement non adaptatif » (Wright, 1932 : 364). Cette conception se rapproche de celle développée par Hubbell (2001) dans son livre « *The Unified Theory of Biodiversity and Biogeography* » dans lequel il soutient que les interactions dans la biosphère ont une résultante neutre, aboutissement de trade-offs généralisés qui gomment des différences de fitness transitoires.

Cependant, il convient de rappeler que le paysage adaptatif est avant tout une métaphore, rien de plus et que, comme toute métaphore, elle ne peut être poussée trop loin sans perdre une grande part de sa signification. Wright, son inventeur, l'a présentée pour la première fois devant un congrès de généticiens tenu à Ithaca, New York, dans la seule intention de procurer une aide visuelle à des biologistes peu familiarisés avec les mathématiques.

8. 4. 5 Sélection sexuelle et environnement

Cette section aurait pu trouver sa place dans le chapitre sélection que j'ai choisi de réserver à la seule sélection naturelle. Quelle différence entre ces deux types de sélection ? La sélection sexuelle agit uniquement sur des traits

en rapport avec la reconnaissance de partenaires sexuels. Dans certaines circonstances, elle s'ajoute à la sélection naturelle et altère durablement la divergence des phénotypes (e. g. Darwin, 1871 ; Bonduriansky, 2011). Puisque la sélection sexuelle intervient sur des traits liés à la reproduction, elle peut être un agent significatif dans la spéciation (Panhuis et al., 2001). Typiquement, un des sexes, le mâle le plus souvent, émet un signal (ou des signaux) qui engage une préférence chez un individu du sexe opposé. La sélection sexuelle se traduit donc par une différenciation entre mâles et femelles au niveau de caractères sexuels dits secondaires, comme la couleur, la taille, la présence d'appendices, etc. Influencés par la coïncidence de certaines radiations adaptatives (e. g., les drosophiles de Hawaï et les oiseaux de paradis de la Nouvelle-Guinée) avec l'évolution d'un remarquable dimorphisme sexuel chez ces espèces, des évolutionnistes comme Mayr (1963 : 106) ont parfois considéré la sélection sexuelle comme une des composantes principales de la spéciation.

Les travaux de Seehausen et al., 1997 sur les poissons cichlids du lac Victoria fournissent un bon exemple : les mâles cichlids de deux espèces, *Pundamilia nyerei* et *P. pundamilis* ont des couleurs différentes et les femelles préfèrent nettement les mâles de leur propre espèce lorsqu'elles peuvent distinguer leur couleur. Ce choix cesse lorsque les femelles ne peuvent plus distinguer la couleur des mâles dans une expérience menée en laboratoire sous lumière monochromique. Des rapports sexuels interspécifiques ont lieu et les hybrides sont viables et fertiles. De plus, dans le lac Victoria, il y a moins d'espèces de cichlids dans les eaux turbides que dans les eaux claires, ce qui implique que des espèces peuvent fusionner si elles ne distinguent plus les couleurs. L'arrivée récente de la pollution anthropogène dans le lac a changé la visibilité dans les eaux, provoqué des croisements interspécifiques et finalement amène à l'effondrement d'espèces apparentées. Des phénomènes semblables se sont produits dans les mêmes conditions, avec des épinoches des lacs canadiens (Zhang et al., 2019) et des « poissons blancs » (*Coregonus*) des lacs alpins (Vonlanthen et al., 2012).

La sélection sexuelle peut donc conduire à l'isolement reproductif, ceci par des barrières pré-accouplement, cela va de soi. Schluter (2000) divise les modèles de sélection sexuelle en deux classes : ceux qui impliquent la sélection naturelle et ceux qui ne le font pas. Par exemple, la théorie de la fuite en avant de Fisher (1930) n'implique pas la sélection naturelle mais la sélection naturelle est concernée lorsque certains traits sont liés à des gènes favorables qui donnent des indications sur la fitness d'un éventuel partenaire sexuel.

Fuite en avant de Fisher. L'exemple emblématique de ce mécanisme reste

le plumage chamarré du paon mâle alors que celui de la femelle est d'une couleur brune qui n'a rien de remarquable. Mais ce plumage est un réel handicap lorsqu'il s'agit de voler, de plus il ne procure aucun bénéfice à la femelle. Ronald Fisher propose une hypothèse pouvant expliquer cette exubérance maladaptative chez le mâle et une préférence par la femelle, en l'absence de tout bénéfice pour elle. Il développe l'idée que la préférence chez la femelle engendre une sélection sexuelle chez le mâle qui tend à exagérer le trait concerné. La préférence de la femelle se trouve corrélée génétiquement avec le trait du mâle car les descendants héritent à la fois de la préférence de la femelle et du trait du mâle. Quand la préférence de la femelle évolue et devient plus forte, le trait du mâle évolue et devient plus marqué. La fuite en avant de Fisher est engagée, l'environnement ne joue aucun rôle, seules les interactions entre les sexes agissent. Ce processus a fait des émules jusque chez les araignées, avec l'araignée paon, dont le mâle, plus moderne, ne présente pas son arrière-train mais sa tête et ses pattes antérieures.

Gènes avantageux et choix du partenaire. Supposons que certains mâles dans une population portent des gènes avantageux dans un certain type de milieu, tels que des allèles augmentant la résistance aux maladies ou permettant l'adaptation aux ressources locales. Des préférences dans le choix des partenaires par la femelle sont favorisées par la sélection naturelle, car en acquérant ces gènes favorables la fitness des femelles est augmentée. Dans le même temps le mâle peut développer des traits particuliers (sélection sexuelle) indiquant sa qualité à la femelle (Boughman, 2017). Un signe de l'importance de la sélection sexuelle dans la spéciation vient de taxons possédant des traits correspondant à une forte sélection sexuelle. En règle générale, ces taxons comptent plus d'espèces (e. g. les lézards anoles) que des taxons proches n'ayant pas ces traits.

Chez les oiseaux de type passereaux (ou oiseaux chanteurs), les familles comportant des mâles et des femelles de couleurs différentes ont tendance à compter plus d'espèces que les familles monochromatiques (Barraclough et al., 1995). La raison avancée étant que ces familles supportent une plus forte sélection sexuelle qui fournit une base pour l'établissement de l'isolation reproductrice. Des résultats similaires sont parvenus d'études chez les poissons et les insectes mais d'autres cas ne montrent pas cette tendance (Ritchie, 2007).

Une objection à ces résultats découle du fait que le nombre d'espèces dans un taxon résulte non seulement de la spéciation mais aussi du taux d'extinction, sans parler de la dispersion. La sélection sexuelle a-t-elle une influence sur les taux d'extinctions ? Selon Coyne & Orr (2004), il est raisonnable de penser que la sélection sexuelle augmente ou n'a que peu

d'effets sur les extinctions. Deux conséquences de la sélection sexuelle sont susceptibles d'augmenter le taux d'extinction : il peut s'accroître car la sélection sexuelle est susceptible de réduire les effectifs d'une population par une trop grande **polygamie** ayant pour effet de diminuer la diversité génétique. D'autre part, la fitness des populations peut diminuer après l'acquisition de traits exagérés et coûteux qui diminuent la viabilité et augmentent la probabilité de prédation, chez les mâles ou les femelles. Par exemple, Doherty et al. (2003) constatent que chez les communautés d'oiseaux d'Amérique du Nord, les espèces ayant un **dichromatisme** lié à la sexualité ont un taux d'extinction plus élevé que les oiseaux monochromatiques. Dans la même veine, Promislow et al., 1994 montrent que la mortalité des canards mâles en Amérique du Nord augmente par rapport à celle des femelles, en proportion du degré de dichromatisme sexuel des mâles.

Si la sélection sexuelle a tendance à augmenter le taux d'extinction et si, dans le même temps, les taxons dotés d'attributs liés à cette sélection comptent plus d'espèces que les autres taxons, il est clair que la sélection sexuelle est un facteur important dans la divergence des populations (mais peut-être pas dans la diversification). Selon Mann & Seehausen, 2011 et Hendry, en 2017, il reste à comprendre les interactions possibles entre sélection naturelle et sélection sexuelle dans la formation des adaptations et voir si la sélection sexuelle peut réellement promouvoir l'exploration de nouveaux espaces du phénotype et du génotype (Bonduriansky, 2011).

Évolution du poisson molly voile. Je terminerai avec un exemple pris chez un poisson, le molly voile (*Poecilia latipinna*), fréquentant les eaux saumâtres de marais salants ou les eaux douces proches de la côte Est des États-Unis (de la Caroline du Nord au Texas) et accessoirement les aquariums. En tant que membres de la famille des Poeciliidae, ces poissons ont une fécondation interne et les femelles retiennent les embryons et les nourrissent (**viviparité**, Trexler, 1985) jusqu'à ce que les jeunes deviennent indépendants. Des études ont montré que le degré de variation génétique était important dans les populations de mollys. Tout au long de leur distribution, les mollys montrent une différenciation génétique essentiellement liée à la distance entre populations. Des populations proches (~ 5 km de distance) sont largement interconnectées génétiquement et une différenciation pour des allèles neutres n'intervient que pour des populations séparées par plus de 50 km (Trexler, 1988 ; Travis, 1994). Les mollys sont connus pour l'importante variation de taille qui existe chez les mâles et aussi chez les femelles mais pour les mâles la taille n'augmente plus après qu'ils ont atteint la maturité, alors qu'elle augmente tout au long de la vie de la femelle.

Les mollys ont un dimorphisme sexuel marqué pour la taille et la hauteur

de la nageoire dorsale, très exagérée chez certains mâles. Les mâles mollys essaient d'obtenir un rapport sexuel suivant deux comportements, liés à leur taille. Les mâles de grande taille effectuent une parade nuptiale et exposent leur nageoire dorsale. Les mâles de petite taille n'engagent aucune parade nuptiale et tentent d'obtenir un rapport sexuel par insémination forcée. Des études de laboratoire révèlent que les mâles de grande taille dominent et agressent les petits mâles, limitant leur accès aux femelles. Généralement, les femelles répondent positivement aux parades nuptiales et, si elles ont le choix, elles préfèrent les grands mâles. Ceux-ci sont aussi capables de distinguer les femelles gravides de celles qui ne le sont pas, ce que ne font pas les petits mâles.

Cela étant dit, une question s'impose : pourquoi un mécanisme de sélection divergente ne s'engage-t-il pas entre ces populations, puisqu'il existe un choix marqué des partenaires lors de la reproduction ? La réponse ne surprendra pas, les coûts associés à une grande taille et aux ornements imposent un équilibre entre deux formes de sélection, sélection sexuelle et sélection naturelle. Les formes de petite taille ont une maturité sexuelle beaucoup plus précoce que celle des individus de grande taille. Ceci peut être apprécié par le fait que pour deux mâles, l'un de petite taille, l'autre de grande taille, nés en même temps, le mâle de grande taille arrivera à maturité alors que les fils du mâle de petite taille atteignent le même stade de développement. Au début de la période de reproduction, les mâles de petite taille sont les seuls à pouvoir se reproduire. Si la saison de reproduction est assez longue, les mâles de grande taille se reproduisent et inversent la tendance. Des circonstances environnementales peuvent aussi modifier cet équilibre. Dans des eaux froides et de faible salinité, le temps mis pour achever la maturation est plus long pour les mâles. Ces conditions qui diminuent la quantité d'énergie disponible dans le milieu sont défavorables aux mâles de grande taille. Pour être complet, des conditions hostiles du milieu, rencontrées après la maturité, peuvent imposer une sélection favorisant les poissons de grande taille. À l'inverse, l'avantage d'une grande taille s'efface dans des milieux riches en oiseaux échassiers se nourrissant de poissons car ils préfèrent les poissons de grande taille. Les effets d'un choix marqué des femelles molly pour les mâles de grande taille sont donc balancés par des phénomènes relevant de la sélection naturelle, tels que l'âge à maturité des individus. Des facteurs abiotiques (e. g. énergie disponible) et biotiques (e. g. prédation) exercent une sélection qui affecte le rapport des tailles chez les mâles. Ces variations, continuelles et souvent de sens opposé entretiennent un équilibre entre la sélection sexuelle et la sélection naturelle. Il en résulte aussi un flux génétique important entre les populations qui, au final, assure

leur cohésion (Travis, 1994).

À la lumière des vieilles leçons méritant d'être rappelées, cette étude est remarquable car elle englobe la structure des populations, l'histoire de vie et le comportement d'une espèce. Elle permet de dégager un ensemble de forces sélectives agissant sur son évolution, chose impossible si chaque facteur avait été examiné séparément.

8. 4. 6 Importance de la spéciation écologique

Les divergences écologiques sont considérées comme un des ressorts de la spéciation depuis les propositions de Darwin, suivies, en partie, par les artisans de la synthèse moderne de l'évolution (e. g. Dobzhansky, 1940 ; Simpson, 1944 ; Lack, 1947 b). Durant les vingt dernières années, ce champ de recherche a connu une nouvelle impulsion et de nombreuses preuves du rôle de l'écologie dans la spéciation se sont accumulées. Mais beaucoup de questions restent ouvertes, notamment l'importance relative de cette spéciation par rapport à d'autres mécanismes pouvant interrompre les flux génétiques entre populations, par exemple l'isolement géographique, la **polyploïdie,** la dérive génétique. Actuellement, beaucoup d'auteurs favorisent la spéciation écologique comme le facteur dominant de la spéciation mais d'autres maintiennent que le problème est loin d'être résolu (Rundell & Price, 2009 ; Svensson, 2012). Les travaux de Bolnick et al., 2006 sur les poissons centrarchid (Perciformes) livrent des éléments de réponse. Ces auteurs démontrent que l'inviabilité des hybrides est corrélée positivement avec des différences de taille. L'interprétation établit que plus les différences écologiques s'accroissent, reflétées par les différences de taille, plus l'incompatibilité dans la reproduction entre les populations est grande. Funk et al. (2006) développent cette approche et l'étendent à d'autres barrières à la reproduction et à plusieurs révélateurs de la divergence écologique (habitat, taille, alimentation), chez des poissons, des oiseaux et des insectes. Les associations sont presque toujours positives, impliquant un rôle de la divergence écologique dans l'isolement reproductif. Mais les corrélations sont relativement faibles et Shafer & Wolf (2013), dans une révision des travaux disponibles, trouvent que la divergence écologique n'explique que 5 % des différences génétiques de type neutre entre des populations conspécifiques. À la suite de ces travaux, Hendry (2017) suggère que la divergence écologique participe à l'isolement reproductif mais n'en est pas l'acteur principal. Il prend soin d'atténuer cette conclusion car les indicateurs de la divergence écologique employés (e. g. taille) sont très généraux et sous-estiment certainement l'importance de cette divergence. À l'inverse, Rundell & Price

(2009) soulignent le fait qu'il est difficile de déterminer si la divergence écologique est la cause ou le résultat de l'isolement reproducteur. À vrai dire, ces difficultés sont une nouvelle illustration du constat qu'une corrélation ne révèle pas nécessairement une cause.

D'autres questions concernent la vitesse avec laquelle la spéciation écologique peut intervenir et la possibilité d'une inversion de cette spéciation (**introgression**). Les premières étapes de la spéciation écologique pourraient être très rapides aussi longtemps que la sélection divergente est forte, une isolation partielle est capable d'intervenir après seulement quelques centaines de générations (e. g. Higgie et al., 2000). Cependant, l'évolution d'un isolement reproductif complet et irréversible demande sans doute beaucoup plus de temps. Lorsque deux populations divergent et que leurs effectifs s'accroissent, la sélection divergente diminue et le processus ralentit ou même s'inverse. Dans le même sens, Lynch (1987 ; 1993) conduit une étude sur des variants d'**isoenzymes** (isozyme) chez les daphnies durant une période de plus de huit ans. À long terme, les variations dues à la sélection sur les variants d'isoenzymes sont proches de zéro, la fréquence relative des variants ne change pas sensiblement. Toutefois, pour une date donnée, des changements notables de fréquence sont observés. Selon Lynch, des périodes de sélection positive pour certains variants sont balancées par des périodes de sélection négative. Il en résulte que, à long terme, les variants sont neutres vis-à-vis l'un de l'autre, mais pas sur le court terme.

Chez les pinsons de Darwin (voir 3. 2. 4), ce sont les changements de l'environnement qui ont inversé la sélection et interrompu le processus. Des paires d'espèces benthiques-limnétiques existent chez les épinoches des lacs canadiens, elles sont isolées pour la reproduction grâce au choix des partenaires et à la sélection contre les hybrides, de nature écologique (Rundle, 2002 ; Gow et al., 2007). Mais dans un de ces lacs (lac Enos, Canada) les deux espèces ont pratiquement fusionné, les barrières à la reproduction de nature écologique s'étant effacées. Un responsable probable du changement écologique est une espèce invasive d'écrevisse (*Pacifasticus lenisculus*) dont l'action a altéré la transparence de l'eau.

Conclusion. La spéciation écologique est sans doute un facteur important dans l'adaptation de nombreux taxons. Elle peut se produire en toute situation géographique (allopatrie, parapatrie ou sympatrie). Mais la divergence écologique échoue souvent à produire des progrès substantiels vers la spéciation comme le montre l'existence de nombreuses populations à l'intérieur d'une espèce, sans que des divergences notables soient notées entre elles (Futuyma, 1987 ; Morjan & Rieseberg, 2004). Lorsqu'elle s'établit, la spéciation écologique reste fragile, au moins dans ses débuts et les variations

de l'environnement peuvent résulter dans leur **introgression** (spéciation inversée). Dans l'état actuel des connaissances, Hendry (2017) soutient qu'il n'est pas possible d'estimer l'importance de la spéciation écologique dans la diversification de la vie.

8. 5 « Spéciation sympatrique »

Aucun aspect de la spéciation n'est aussi controversé que la spéciation sympatrique qui établit que les nouvelles espèces se forment à l'intérieur d'une population dont les membres peuvent se reproduire librement entre eux, idée due à Darwin (1859). Selon lui, la créativité de la sélection naturelle, omnipotente dans ses effets permet l'apparition de nouvelles espèces, face aux changements de l'environnement et aux adaptations qui en découlent. Ainsi, la spéciation écologique chez Darwin va de pair avec la spéciation sympatrique. Comme on l'a vu plus haut, Mayr (1963) s'oppose à ces idées et impose la spéciation allopatrique ou géographique comme le modèle quasi exclusif de la spéciation, ceci jusqu'au retour en grâce de la spéciation sympatrique dans les années 1990. Coyne & Orr (2004) admettent que la spéciation sympatrique est théoriquement possible et qu'elle est supportée par des observations mais ils constatent aussi qu'il existe peu de preuves montrant qu'elle soit répandue dans la nature.

8. 5. 1 Difficultés avec la spéciation sympatrique

Le problème majeur vient de l'antagonisme entre sélection et recombinaison (Felsenstein, 1981). Quand la sélection permet la séparation d'une population en deux subpopulations, les rapports sexuels non contraints entre tous les membres du groupe s'opposent à la séparation, les recombinaisons au cours de la méiose défont les combinaisons génétiques qui pourraient produire l'isolement sexuel. Il existe cependant deux voies pour éviter l'effet des recombinaisons : soit une liaison étroite s'établit entre les gènes dirigeant l'isolement reproducteur ou soit il y a évolution d'une préférence dans le choix des partenaires sexuels. Ce type de difficultés n'affecte pas la spéciation allopatrique car l'isolement géographique prévient les recombinaisons. D'autre part, les populations doivent continuer à coexister alors qu'elles ont entamé le processus de divergence. Au fond, la spéciation sympatrique repose sur les principes de la spéciation écologique, voire sur la

sélection sexuelle, avec comme contrainte majeure l'absence d'isolement géographique.

Coyne & Orr, 2004 (voir aussi Barluenga et al., 2006) désignent les critères, qui selon eux, corroborent exactement l'origine d'espèces par la spéciation sympatrique : 1 – distribution sympatrique avec l'espèce la plus apparentée ; 2 – isolation génétique entre ces deux espèces ; 3 – monophylie des espèces ; 4 – conditions du milieu rendant très improbable une différenciation par allopatrie (île isolée, hôtes pour les parasites ou lac de petite taille par exemple). Ces conditions étant posées, beaucoup d'exemples prometteurs de spéciations sympatriques n'ont pu être confirmés ou demeurent questionnables. Mais on doit noter que ces conditions ont souvent été dénoncées comme trop restrictives.

Le modèle de Dieckmann & Doebeli. Il s'agit certainement de l'un des modèles théoriques les plus cités. Ces auteurs affirment, à partir de simulations mathématiques, que la spéciation sympatrique est non seulement possible mais très probable, cela dans des milieux tout à fait ordinaires. Dieckmann & Doebeli (1999) assument que l'évolution sous l'influence de la **sélection divergente** mène à des préférences dans le choix des partenaires sexuels, e. g. des individus s'accouplent de préférence avec des individus présentant les mêmes caractères (**accouplement assortatif**, assortative mating). Aussi, dans les populations sexuées, le choix de partenaires portant des traits semblables ou proches devient un prérequis pour l'apparition de nouvelles espèces en sympatrie.

Les individus varient dans l'utilisation des ressources (caractère x). La distribution des ressources est considérée comme unimodale (distribution de Gauss ou courbe en cloche) avec un maximum correspondant à un phénotype (x_0) intermédiaire. Dieckmann & Doebeli supposent que les individus ayant des phénotypes rares supportent moins de compétition que les individus avec des phénotypes plus répandus (voir **sélection densité-dépendante** et aussi **sélection fréquence dépendante**). Pour remplir les conditions de l'accouplement assortatif, les auteurs présument qu'un caractère additionnel que nous appellerons trait d'accouplement (a), exprimé par les individus, détermine la probabilité d'un accouplement en fonction des caractères écologiques. La probabilité d'un accouplement dépend donc des traits écologiques et aussi du trait d'accouplement a. Le trait a peut varier entre –1 (tous les allèles sont –) et +1 (tous les allèles sont +). L'allèle a + induit des accouplements entre individus similaires, la probabilité de l'accouplement augmente si le phénotype des partenaires est proche ; l'allèle a – induit des accouplements entre individus dissemblables. Le caractère a $_0$ correspond à des accouplements aléatoires. À partir de ces prémices, Dieckmann & Doebeli

avancent qu'une population initiale, avec des individus s'accouplant au hasard, évolue vers x_0 (qui correspond à un maximum d'utilisation des ressources, rappelons-le). Dans ce cas, le trait d'accouplement (a) évolue vers des appariements assortatifs (caractère a positif), et quand les caractères écologiques atteignent x_0, il est possible de considérer qu'un pic d'adaptation est atteint. La fitness étant dépendante de la densité et de la fréquence, la population n'augmente plus et les auteurs assurent que la fitness atteint alors un minimum. Ensuite, la sélection naturelle se met en place, elle favorise un échappement du minimum de fitness, deux phénotypes différents se manifestent, la population se scinde en deux morphes dont l'écologie diffère et qui, éventuellement, donneront naissance à deux espèces en sympatrie. Les résultats de cette étude ont suscité beaucoup d'intérêt car ils semblent montrer que la spéciation sympatrique peut s'engager même si les ressources de l'espèce ancestrale ne sont pas différenciées.

Mais de nombreuses critiques ont suivi, notamment l'article de Gavrilets (2005) « *adaptive speciation – it is not that easy…* ». Il écrit que les résultats obtenus par Dieckmann & Doebeli correspondent à des conditions biologiques improbables. Par exemple, ils assument que le choix en matière de partenaire sexuel est très marqué et exempt de coûts. En réalité, ceux-ci ne manquent pas, comme de diminuer la viabilité des femelles ou leur fertilité, e. g. Pomiankowski, 1987 ; Kopp & Hermisson J., 2008. Ces coûts tendent à réduire la facilité de choix des femelles. L'affirmation selon laquelle la sélection sympatrique peut avoir lieu dans de nombreux cas de figure est le plus souvent fondée sur des modèles utilisant des paramètres improbables et des conditions initiales peu en rapport avec la réalité biologique (e. g. Waxman & Gavrilets, 2005 ; Polechová & Barton, 2005). Il existe d'autres obstacles aux propositions de Dieckmann & Doebeli. Les accouplements assortatifs amènent une homogénéisation de la population (phénotype x_0) qui, par le jeu de la sélection fréquence et densité dépendante, réduit sa fitness à un minimum, circonstance reconnue par Dieckmann & Doebeli. La sélection naturelle intervient et le premier mécanisme pouvant augmenter la fitness est, naturellement, une diminution marquée de la fréquence des accouplements assortatifs, l'allèle a – qui favorise des accouplements entre individus dissemblables est alors sélectionné. Les accouplements assortatifs ne peuvent donc être un mécanisme augmentant constamment la fitness, comme l'affirment Dieckmann & Doebeli (: 356), au contraire des accouplements non assortatifs (allèle –), même en nombre limité, rétabliront la diversité génétique dans la population, synonyme d'une augmentation de la fitness. Dans ce contexte, il n'existe plus de voie menant à un isolement reproducteur et la spéciation sympatrique n'est certainement pas un mécanisme qui intervient

communément.

8. 5. 2 Comparer la fréquence de la spéciation sympatrique et de la spéciation allopatrique

L'idée de comparer la répartition de groupes d'espèces apparentées pour estimer les conditions géographiques de leur spéciation n'est pas nouvelle. Dès 1889, Wagner étudie la distribution géographique de ce qu'il considère comme des paires d'espèces parentes. Observant qu'elles sont le plus souvent séparées géographiquement, Wagner (1889) favorise un modèle de spéciation allopatrique, suivi en cela par Jordan (1905).

Mais ces méthodes sont affectées par de nombreuses approximations, telles que de négliger l'âge relatif des espèces comparées, des espèces plus anciennes ayant plus d'occasions de se disperser. Barraclough & Vogler (2000) corrigent ces problèmes en utilisant des phylogénies moléculaires pour lesquelles la divergence génétique entre une paire de clades donne une idée de leur âge relatif. Ensuite, ils estiment le degré de recouvrement dans la distribution des paires de clades. Ils obtiennent alors une série de clades « frères », chacun avec un âge relatif calculé à partir de la divergence génétique (axe x) et une mesure du recouvrement des aires de répartition géographiques (axe y), variant entre 0 (allopatrie) et 1 (sympatrie). Le mode de spéciation est inféré à partir de la disposition des clades par rapport aux axes. Dans le cas d'une spéciation allopatrique, les taxons commencent avec un recouvrement des aires de répartition de 0 (ils sont séparés géographiquement) et, quand la spéciation est complète, le recouvrement des distributions peut augmenter avec le temps. Les paires de taxons doivent se répartir le long d'une courbe commençant à l'origine des axes et s'élevant avec le temps (courbes de type A, bien entendu, la relation n'est pas linéaire). Quand la spéciation est sympatrique, les taxons débutent avec une aire de répartition ayant un recouvrement maximum (1). Après la spéciation, la dispersion des taxons modifie leur aire de répartition et réduit le recouvrement entre elles. La courbe débute au point 1 de l'axe Y et descend avec le temps (courbes de type B). Ceci permet de déterminer, en principe, le mode de spéciation d'un taxon, sympatrique ou allopatrique. Cependant, d'après Coyne & Orr (2004) la méthode est loin d'être parfaite. Le problème le plus grave réside dans les changements d'aires de répartition au cours du temps qui peuvent être brusques et donc capables d'effacer d'autres changements plus anciens. Ceci laisse apparaître une dispersion des points qui ne correspond à aucun mode de spéciation particulier. En dépit de ces obstacles, ce mode d'analyse a été appliqué à des groupes divers (oiseaux, poissons, insectes,

mammifères) et tous montrent une corrélation positive entre l'âge et le recouvrement des aires de répartition (courbes de type A). Barraclough & Vogler (2000) ainsi que Fitzpatrick & Turelli (2006) concluent que le mode de spéciation prédominant chez les groupes étudiés est la spéciation allopatrique.

8. 5. 3 Discussion

De ce qui précède et en dépit de l'intérêt renouvelé pour la spéciation sympatrique, ayant généré un déluge d'informations nouvelles, rien ne vient supporter le fait que la spéciation sympatrique soit fréquente dans la nature (e. g. 8. 6) se Coyne & Orr, 2004 ; Gavrilets, 2005 ; Barraclough., 2019 ; Losos, 2009 ; Phillimore, 2017 ; Price (2008). Au final, si des certitudes se dessinent au sujet de la spéciation sympatrique, elles s'appuient sur des exemples issus de la nature. Selon Phillimore (2017), il existe « une poignée » de cas convaincants de spéciation sympatrique. Par ailleurs, des espèces telles que l'insecte fréquentant les arbres fruitiers, *Rhagoletis pomonella*, ont été considérées comme des exemples paradigmatiques de spéciation sympatrique jusqu'au moment où des études ont montré que les changements critiques dans l'évolution de cette espèce se sont certainement produits en situation d'allopatrie (Feder et al., 2003). Les poissons des lacs glaciaires canadiens fournissent aussi un cas singulier, le plus fameux étant l'épinoche *Gasterosteus aculeatus* (e. g. Bell & Foster, 1994 ; Schluter, 2000). Les formes benthiques et limnétiques se trouvent ensemble dans plusieurs lacs, les différences dans leur génome respectif sont certainement maintenues par la sélection divergente, signature d'une probable future spéciation sympatrique. Cependant, une étude de Taylor & McPhail (2000), à partir d'ADN nucléaire, révèle que les formes sympatriques résultent d'invasions multiples à partir du milieu marin, où elles se sont différenciées en situation d'allopatrie. En son temps, la découverte de la radiation des poissons cichlids des lacs volcaniques du Cameroun est considérée comme le modèle incontournable de la spéciation sympatrique (Schliewen et al., 2001, 2006 ; Bolnick & Fitzpatrick, 2007). La radiation se restreint à quelques lacs de petite taille, isolés, l'environnement y est uniforme, ce qui répond exactement aux conditions dans lesquelles la spéciation sympatrique peut se produire. De plus, l'analyse moléculaire supporte une origine monophylétique des taxons. La distinction entre un seul épisode de colonisation et de multiples invasions est une étape cruciale dans l'identification du type de spéciation. De nouvelles analyses génétiques décèlent peu de supports pour la monophylie des cichlidés des lacs du Cameroun et indiquent clairement la probabilité d'invasions multiples à partir

de rivières adjacentes (Martin et al., 2015). Autrement dit, au moins une partie de la spéciation des cichlids a eu lieu en situation allopatrique bien que des épisodes de spéciation sympatrique ne puissent être écartés durant la radiation de ces poissons.

Les îles isolées offrent un sujet d'étude favorable pour les modes de spéciation car l'isolement limite les possibilités d'invasions. Si la spéciation crée plusieurs espèces apparentées sur une île isolée, les conditions sont propices à la spéciation sympatrique. La petite île (16 km^2) de Lord Howe Island a attiré l'attention de nombreux chercheurs, de par sa surface et son isolement, la terre la plus proche, l'Australie, étant à 600 km. Il existe de nombreuses plantes endémiques sur cette île. Si l'on considère une espèce endémique, l'espèce la plus proche phylogénétiquement est elle aussi endémique à Lord Howe Island. Du point de vue de la géographie, cette spéciation est manifestement sympatrique. Ceci est confirmé par des espèces sœurs de palmiers du genre *Howea* qui montrent que la spéciation est intervenue malgré un flux génétique important entre les populations en voie de spéciation (Savolainen et al., 2006 ; Papadopulos et al., 2011).

8. 6 « Hybridation et spéciation »

Alors que la spéciation est surtout perçue comme l'apparition de nouvelles espèces après la séparation d'espèces plus anciennes, il existe une autre possibilité, des espèces nouvelles peuvent se former à la suite de l'**hybridation** d'espèces anciennes. Rappelons que l'hybridation désigne un croisement entre des espèces différentes, animales ou végétales. Les études sur l'hybridation dans la nature ont prouvé, non seulement, que ce phénomène était très courant mais aussi qu'il n'était pas rare de le voir aboutir à une spéciation, notamment chez les plantes (Butlin & The Marie Curie Speciation Network, 2012).

8. 6. 1 Spéciation hybride polyploïde

La condition la plus courante menant à la spéciation hybride est l'état de **polyploïdie**. Rappelons que la polyploïdie désigne une situation dans laquelle un individu porte trois (ou plus) jeux de chromosomes. Dans la spéciation polyploïde, des taxons nouveaux apparaissent, ils ont un nombre de jeux de chromosomes augmenté et cet accroissement peut entraîner un isolement reproductif pratiquement immédiat. Quels sont les ressorts de ce mécanisme ?

Si l'on considère un nouvel individu tétraploïde (4x) obtenu après une hybridation et issu d'ancêtres diploïdes (2x), le croisement entre un individu

tétraploïde et un individu diploïde produit des individus triploïdes (3x). Ces individus sont stériles en raison de problèmes lors de la méiose car la phase correspondant à l'appariement et à la ségrégation des chromosomes est perturbée. De plus, les gamètes produits sont **aneuploïdes** (caractère d'une cellule ne possédant pas le nombre normal de chromosomes) et, de ce fait, non viables. Il y a alors isolement reproductif entre les nouveaux individus tétraploïdes et leurs ancêtres diploïdes. Si les formes tétraploïdes peuvent donner naissance à une population interféconde, une nouvelle espèce est fondée. La découverte du rôle de la polyploïdie dans la spéciation, spéciation quasi instantanée qui plus est, remonte aux observations de Winge (1917) qui note de nombreux exemples de séries polyploïdes chez les plantes. Cette hypothèse a été vérifiée expérimentalement par Clausen & Goodspeed (1925) et Muntzing (1930), ce dernier ayant reconstitué une espèce naturellement tétraploïde (la plante *Galeopsis tetrahit*) à partir de l'hybridation de deux espèces connues dans la nature et diploïdes. Dès lors, il n'est guère possible de douter que la spéciation polyploïde se produise dans la nature. En son temps, cette découverte a surpris beaucoup de biologistes. Haldane (1959) écrit que cette forme instantanée de spéciation aurait certainement troublé Darwin et qu'elle représente la plus importante exception à sa théorie de la spéciation dirigée par la sélection naturelle.

8. 6. 2 Speciation hybride homoploïde

Définition : les espèces hybrides dites **homoploïdes** forment des populations naturelles d'individus, se reproduisant entre eux, d'origine hybride et incapables de se reproduire avec d'autres populations, en incluant les espèces parentes à l'origine de l'hybridation (Rieseberg, 1997 ; Abbott et al, 2010). Plus clairement, l'homoploïdie désigne un organisme (ou une cellule) comportant le même degré de **ploïdie** (nombre de jeux complets de chromosomes dans les cellules d'un organisme) qu'un autre organisme. Si deux espèces proches et diploïdes donnent naissance à un hybride homoploïde, celui-ci sera diploïde comme ses parents et il y aura aussi isolement reproductif entre l'hybride et ses parents.

L'isolement reproductif des espèces hybrides homoploïdes peut être fragile et de telles espèces n'ont pas de garantie de permanence. Plus généralement, des espèces peuvent être stables durant une longue période, puis, lorsque les circonstances écologiques changent, les flux génétiques peuvent excéder un seuil qui mène à la fusion de deux espèces en une seule (Mallet, 1995). Plusieurs exemples de fusion d'espèces sont connus dans la nature, tels que les pinsons de Darwin et les poissons cichlides des lacs africains (Seehausen

et al., 1997 ; Grant & Grant, 1996). Ainsi, Mallet (2007) définit une condition obligée pour l'existence d'espèces hybrides : elles doivent rester distinctes lors d'un contact avec l'un ou l'autre des parents. La spéciation des hybrides homoploïdes (ou spéciation par recombinaison) est bien connue chez les plantes (e. g. Anderson & Stebbins, 1954 ; Buerkle et al., 2000). Elle a lieu en situation de sympatrie car l'hybridation réclame un flux génétique. Cette situation rend improbable ce processus d'hybridation car il ne peut exister d'isolement reproductif, contrairement à l'hybridation par polyploïdie. De plus, les hybrides homoploïdes doivent surmonter les incompatibilités entre les chromosomes et les gènes des deux espèces parentes. La survie de ces hybrides peut dépendre de leur capacité à coloniser de nouveaux milieux (ou niches écologiques), inaccessibles aux espèces parentes. En outre, si les opportunités écologiques sont séparées de l'habitat parental, les nouveaux hybrides auront tendance à s'y associer et les flux génétiques entre parents et hybrides à se tarir. Dans ces conditions qui, admettons-le, restent assez théoriques, la spéciation des hybrides homoploïdes est possible (Mallet, 2007). La séparation des niches écologiques repose sur plusieurs phénomènes : différences dans les ressources, éloignement géographique, tempo de la reproduction avec des décalages dans la saisonnalité de l'accouplement par exemple.

Une vingtaine d'hybrides homoploïdes sont reconnus chez les plantes. Les plus étudiées d'entre elles, des soleils, *Helianthus anomalus*, *Helianthus deserticola* et *Helianthus paradoxus* dérivent toutes de l'hybridation entre *Helianthus annuus* et *Helianthus petiolaris* (Buerkle et al., 2000). Les trois espèces hybrides supportent mieux la sécheresse que les parents. Des hybrides de synthèse ont été recréés, avec des combinaisons de chromosomes semblables à celles des parents. Des traits adaptatifs des hybrides (e. g. petite taille des feuilles, phase de dormance des graines, tolérance à la sécheresse et à la salinité) rejoignent les résultats expérimentaux. Chez *Helianthus*, les recombinaisons des génotypes et la séparation géographique ont permis aux hybrides de prospérer dans des milieux d'où leurs parents sont absents. Les hybrides polyploïdes chez les animaux font figure d'exceptions et leur fréquence est beaucoup moins élevée que chez les végétaux. Cependant, pour les hybrides homoploïdes, le nombre d'occurrences chez les animaux augmente rapidement et se rapproche de celles des végétaux. Des poissons appartenant au groupe des *Cottus gobio* (Chabot commun) fréquentent le cours supérieur du Rhin et sont adaptés à des eaux claires, froides et bien oxygénées. Des *Cottus* adaptés à des eaux plus chaudes et boueuses sont apparus dans le cours inférieur du Rhin depuis une cinquantaine d'années. Ces formes sont reconnues comme des hybrides homoploïdes adaptés à un

environnement nouveau ce qui leur permet d'occuper un milieu distinct de celui des parents. Une route différente vers la spéciation a été empruntée par un papillon colombien, *Heliconius heurippa* (Mavárez et al. 2006). La couleur des ailes de ce papillon est semblable à celle d'un hybride synthétique, obtenu entre deux formes locales, *Heliconius cydno* et *Heliconius melpomene*. La couleur des ailes de l'hybride *H. heurippa* est une clé dans la discrimination des partenaires lors de l'accouplement et détermine directement l'isolement reproductif entre l'hybride et ses deux parents.

8. 6. 3 Fréquence de l'hybridation

Toutes les observations montrent que la spéciation polyploïde est sur-représentée chez les plantes par rapport aux animaux. Des estimations précoces (e. g. Stebbins, 1950) avancent des chiffres proches de 50 % de formes polyploïdes chez les angiospermes. Otto & Whitton (2000) relèvent de nombreuses approximations dans les procédures employées et leurs propres estimations ne dépassent pas 5 %, chiffre lui aussi contesté (Coyne & Orr, 2004). Ce qui ne l'est pas, en revanche, c'est la faible proportion d'hybrides polyploïdes chez les animaux (Otto & Whitton, 2000). Comment expliquer une telle différence ? À vrai dire, le sujet n'a guère suscité d'intérêt chez les chercheurs (Coyne & Orr, 2004) mais une constatation se dégage : la polyploïdie est nettement associée à la possibilité de reproduction asexuée, par exemple de **selfing** (autoreproduction). Grant (1981) insiste aussi sur le rôle d'une vie plus longue et de la reproduction végétative (via les bulbes ou les rhizomes). Récemment, la flore arctique a été revisitée avec pour bilan la présence de 50 % d'espèces polyploïdes parmi celles ayant une reproduction asexuée (Brochmann et al., 2004). Chez les rares espèces animales hybrides diploïdes, telles que des escargots d'eau douce *(Bulinus truncatus)* ou certains phasmes, la plupart, sinon toutes montrent des formes de reproduction asexuées (Otto & Whitton, 2000).

Pourquoi l'incidence de la polyploïdie varie-t-elle entre les animaux et les végétaux alors que la fréquence des hybrides homoploïdes semble comparable pour les deux règnes ? En premier lieu, il faut rappeler une différence fondamentale entre les animaux et les végétaux. L'organisation des végétaux est infiniment moins complexe que celle des animaux, par exemple les végétaux n'ont aucun besoin de l'ensemble des sous-systèmes complexes liés aux déplacements. Cette constatation amène Wettstein (1927) et Stebbins (1950) à la proposition suivante : les plantes sont mieux capables que les animaux de tolérer le choc créé par la polyploïdie et les perturbations du développement qui en résultent. Cependant, quelques animaux

parthénogénétiques ou **hermaphrodites** sont polyploïdes et parviennent à se développer normalement. La spéciation par polyploïdie chez les plantes dépend de leur capacité d'autoreproduction (selfing) qui est en général très développée. De même, la polyploïdie est plus importante chez les animaux asexués ou capables d'autoreproduction. Mais on sait que, chez les animaux, le succès des formes asexuées est non seulement mitigé mais éphémère (voir chapitre 7). Une question légitime se présente : pourquoi les croisements inter-populations ou inter-espèces bloquent-ils la spéciation polyploïde, en particulier chez les animaux ? Des barrières qui interdisent des recombinaisons génétiques entre génomes trop différents interviennent certainement lors de la **méiose** et il n'est pas interdit de penser qu'elles sont plus effectives chez les animaux que chez les végétaux. Les conclusions d'un article de Horlow & Doutriaux, 2003, reproduites ici vont entièrement dans ce sens : « L'avancement imperturbable dans la méiose alors que des étapes-clés sont court-circuitées, l'existence de structures chromosomiques aberrantes, l'adaptation à la présence simultanée de génomes d'espèces différentes supposent que les cellules végétales présentent une tolérance élevée aux altérations de leur génome. »

Cela nous ramène à l'hypothèse proposée par Wettstein (1927) et Stebbins (1950), les structures complexes ne supportent généralement pas les variations de grande ampleur et des mécanismes comme la méiose peuvent assurer cette stabilité. La structure moins complexe des végétaux autorise certainement beaucoup plus de degrés de liberté dans le déroulement de la reproduction (reproduction asexuée, autoreproduction, hybridation).

L'hybridation homoploïde peut constituer une sorte de test pour cette interprétation. Tout en étant rare, elle intéresse autant les animaux que les végétaux. Les gamètes produits par ces formes hybrides sont génétiquement identiques à ceux des parents qui ont donné ces hybrides. Les incompatibilités génétiques n'interviennent plus ici, les chances de réussite de la recombinaison des chromosomes lors de la méiose ne sont pas modifiées, ni chez les animaux ni chez les végétaux. La survie de ces hybrides dépend surtout de leur capacité à trouver de nouvelles conditions écologiques où ils puissent s'adapter (e. g. *Cottus*) ou à développer des caractères phénotypiques permettant leur isolement reproductif (isolement pré-accouplement) comme la couleur des ailes du papillon *Heliconius heurippa*.

8. 6. 4 Comment interpréter l'hybridation ?

L'hybridation est certainement le mécanisme qui diverge le plus des phénomènes normalement associés à la sexualité. Les hybrides

interspécifiques signent, en quelque sorte, la renaissance du monstre prometteur. Ils présentent des différences notables qui les séparent d'avec les deux parents, ils apparaissent presque instantanément, sans mécanisme d'adaptation à une niche écologique et aussi avec peu d'espoir de survie. Même si un hybride viable se forme, il est toujours menacé par la faible fréquence d'individus semblables à lui et les occasions de trouver un partenaire sexuel sont rares. La possibilité de rétrocroisements avec les parents existe et elle donnera, le plus souvent, des individus non viables ou, plus rarement, une fusion des espèces.

Pourtant les espèces hybrides existent bien. Quels avantages viennent compenser ces difficultés ? Ce sont les questions rituelles qui gravitent autour de l'évolution adaptative (Mallet, 2007). Au moins, l'une d'entre elles peut recevoir une réponse : l'évolution par saltation est-elle possible ? L'opinion dominante (et le sens commun) suggèrent que l'évolution agit par de petits ajustements continus, plutôt que par des mutations de grande ampleur. Le crédit apporté à la théorie des équilibres ponctués et la spéciation par hybridation démontrent que des épisodes de spéciation rapide ne sont pas rares dans la nature. L'hybridation peut agir comme une macromutation, permettant à l'hybride d'explorer de nouvelles possibilités latentes dans le génome. L'hybride peut alors exprimer des phénotypes nouveaux, nettement distincts de ceux des parents et qui lui permettent de coloniser des niches écologiques inoccupées (Barton, 2001b). Par exemple, des hybrides de formation récente résultent de la fusion entre des plantes introduites et des plantes natives (Ex. *Senecio cambrensis* au Pays de Galles et *Spartina anglica* en Angleterre). Ces hybrides ont été capables de coloniser des niches écologiques dites vacantes sans grandes modifications évolutives (Abbott & Lowe, 2004 ; Ainouche et al., 2004).

L'importance de l'hybridation dans la diversité biologique ne doit pas être négligée. Près de 5 % des plantes vasculaires en sont issues (et peut-être plus). Le rôle de la duplication des génomes dans le déploiement de la complexité a déjà été discuté (voir 5. 5. 2). Les études phylogénétiques montrent que l'on retrouve des polyploïdies anciennes à la base de beaucoup de grands groupes d'animaux et de végétaux. La propension des hybrides à envahir de nouvelles niches écologiques a aussi contribué aux radiations adaptatives des lacs africains et des pinsons de Darwin.

8. 7 « La spéciation chromosomique »

Cette section recouvre bon nombre de sujets déjà discutés plus haut, puisqu'il est reconnu que des changements dans le nombre et dans la structure

des chromosomes contribuent à la spéciation. Des différences dans la façon dont le génome se présente (réaménagements des chromosomes, e. g.) **fusions Robertsoniennes**, **délétion**, **translocations**, **inversions** peuvent avoir une forte influence sur la transmission et la redistribution du génome (Darlington, 1958 ; White, 1973). De plus, avec le développement des capacités d'analyse globale du génome de nouvelles perspectives s'ouvrent. Les premières études se focalisent autour des **inversions paracentriques**. Dans les régions du chromosome correspondant à ces inversions, les recombinaisons génétiques lors de la méiose pourraient être supprimées, ce qui permettrait l'accumulation de gènes adaptatifs (Dobzhansky, 1950). Cette perspective liant les réarrangements chromosomiques à l'évolution adaptative est entretenue par de nombreux auteurs contemporains qui associent la suppression des recombinaisons à l'adaptation locale et à l'accumulation d'incompatibilités génétiques entre de futures espèces (e. g. Navarro & Barton, 2003a ; Faria & Navarro, 2010). Par exemple, Shaw et al. (1986) montrent que des déplacements dans les sites de recombinaisons des chromosomes du criquet *Caledia* sont associés à la séparation d'hybrides et cela indépendamment de leur distance génétique respective.

8. 7. 1 Modèles de spéciations chromosomiques

Plusieurs concepts de spéciation chromosomique ont été proposés (White, 1978 ; King, 1993). Ces modèles reposent le plus souvent sur des anomalies chromosomiques empêchant la ségrégation des chromosomes lors de la méiose. Le problème reste de comprendre comment des individus désavantagés par de telles mutations peuvent survivre et s'établir localement. Bush et al. (1977) observent surtout ces changements dans des populations de petite taille ce qui les amène à établir plusieurs scénarios évoquant une forte dérive génétique et un effet fondateur lié à la petite taille des populations, rappelant les théories de Wright (1982). Ces modèles restent controversés, pour dire le moins. Ceci rappelle les difficultés de la spéciation par hybridation, pourtant les hybrides existent ainsi que les espèces nées à partir d'un remaniement d'un ou de plusieurs chromosomes. Par exemple, chez des papillons et des drosophiles, des différences dans le nombre des chromosomes s'accumulent plus rapidement dans des populations sympatriques que dans des populations allopatriques et sont liées à un renforcement de l'isolement reproducteur pré-accouplement (Noor et al., 2001). L'association entre la spéciation et l'évolution des chromosomes est identifiée chez les mammifères (Bush et al., 1977) et certains lézards (*Sceloporus*) chez lesquels une analyse phylogénétique révèle un taux plus élevé de spéciations chez des taxons ayant de nombreuses fusions Robertsoniennes (Leaché et al., 2016).

La dynamique des populations pourrait jouer un rôle important dans la spéciation chromosomique, notamment dans ses aspects géographiques, révisés par Gaston (2003). L'abondance d'une espèce change et typiquement diminue depuis le centre de sa distribution vers sa périphérie (e. g. Hengeveld et al., 1979 ; Lawton, 1993). Ces changements correspondent à un environnement moins favorable au voisinage des limites de la distribution de l'espèce. Beddington et al. (1976) proposent que près de ces limites, les populations soient soumises à un environnement auquel elles sont mal adaptées, les conditions changent, les effectifs des populations fluctuent et peuvent s'effondrer conduisant ces petites populations à l'extinction. Elles seront remplacées par d'autres populations périphériques restées indemnes ou par des migrants venus de la population centrale. Cette dispersion des espèces est considérée comme un mécanisme fondamental assurant le maintien de populations locales dans des habitats distincts (Hanski, 1991 ; Hanski & Gilpin, 1997), la migration s'effectuant des sites à haute densité de population vers des sites de basse densité, « **l'effet de secours** » selon Brown & Kodric-Brown (1977) étant à nouveau impliqué.

Mais un autre effet, défavorable cette fois, est lié à cette migration et explique la persistance de maladaptations dans les populations périphériques : si des adaptations favorables apparaissent, elles seront effacées par le flux génétique entretenu avec les populations centrales. Lorsque des individus porteurs de réarrangements chromosomiques apparaissent dans les populations périphériques, ils peuvent se répandre dans la population car ils offrent aux autres individus un moyen d'isolement génétique par rapport à ceux de la population centrale. Ils auront alors la possibilité de développer des adaptations à leur propre milieu et d'initier un processus de spéciation. La même chose n'arrive pas en situation allopatrique, les individus n'ont nul besoin de l'isolement reproducteur que pourraient leur offrir les mutants chromosomiques car ils sont déjà en état d'isolement.

Spéciation chromosomique et suppression des recombinaisons. Des modèles de spéciation avec réarrangements chromosomiques et suppression des recombinaisons ont été proposés par Coluzzi (1982) après des travaux sur *Anopheles gambiae* (moustique vecteur du paludisme). Rieseberg (2001) propose un modèle de spéciation comparable chez les tournesols et Noor et al. (2001) chez la drosophile.

8. 7. 2 Spéciation humaine

Des études du génome humain et du chimpanzé confirment qu'un nombre important de réarrangements chromosomiques les séparent. Plus précisément,

neuf chromosomes humains montrent des **inversions péricentriques** et le chromosome 2 est issu d'une fusion entre deux chromosomes du chimpanzé. Si ces réarrangements sont apparus au moment de la séparation entre les populations ancestrales humaines et simiesques, ils ont pu faciliter leur divergence génétique comme Navarro & Barton (2003 b) l'envisagent. L'hypothèse soutient que des allèles favorables pour l'une ou l'autre des populations ont été retenus au niveau des régions chromosomiques où les recombinaisons génétiques sont supprimées durant la méiose (ce sont celles où les réarrangements chromosomiques se manifestent). En conséquence, les populations divergent génétiquement et s'adaptent à leur propre milieu. Cette hypothèse peut être testée, ce qui a été fait par Navarro & Barton qui comparent les différenciations génétiques entre plusieurs régions des chromosomes chez les humains et les singes. La technique employée est exposée par les auteurs. Navarro & Barton examinent 115 gènes chez les humains et les chimpanzés, également répartis entre les régions avec réarrangements chromosomiques et les autres. Les substitutions de nucléotides dont on pense qu'elles correspondent à une sélection positive sont majoritairement situées dans les régions réarrangées des chromosomes. Ce résultat est consistant avec l'hypothèse testée mais les remises en question n'ont pas tardé.

Les ratios de substitution de nucléotides entre les régions avec réarrangements et celles sans réarrangements sont de 2/1. Une différence très importante, du simple au double, qui ne peut s'expliquer, selon Rieseberg & Livingstone (2003) que si les ancêtres de l'homme et du chimpanzé ont continué à s'hybrider 3 ou 4 millions d'années après la première divergence des lignées. Mais l'anatomie des fossiles d'hominidés, telle qu'elle est connue, laisse peu de place à la possibilité d'une hybridation. Lu et al. (2003) suggèrent que la différence de ratio indique simplement un biais dans la distribution de gènes évoluant plus ou moins rapidement sur les chromosomes. Ceci illustre très partiellement les débats entre chercheurs mais un dernier constat s'impose selon (Ayala & Coluzzi, 2005) : les premières différenciations génétiques qui pourraient se produire au niveau de chromosomes réarrangés durant la séparation de la lignée humaine d'avec celle du chimpanzé seraient certainement indétectables après plusieurs millions d'années d'évolution divergente entre les deux lignées. Cette proposition a de toute évidence une valeur générale.

Il est temps de rappeler que la lignée humaine et celle du chimpanzé se sont séparées il y a près de 7 à 8 millions d'années, vraisemblablement en Afrique. D'autre part, la fusion des deux chromosomes qui donnera le chromosome 2 humain s'opère tardivement dans l'évolution de la lignée

humaine, elle serait vieille de - 900 000 ans. De toute évidence, face à cette datation, la fusion des chromosomes ayant donné le chromosome 2 humain n'a rien à voir avec l'émergence de la lignée humaine. Par contre, il est possible qu'elle ait joué un rôle dans l'évolution de branches nouvelles dans la lignée, Dénisoviens et Néandertaliens par exemple (Le Guyader, 2024).

8. 7. 3 Spéciation chez les moustiques vecteurs du paludisme

Le moustique *Anopheles gambiae* est le principal vecteur de la transmission du paludisme (malaria) en Afrique, maladie due au protozoaire *Plasmodium falciparum*. Selon l'Organisation Mondiale de la Santé, 300 à 500 millions de cas sont relevés annuellement avec une mortalité atteignant près de 1 million de malades. Sept espèces font partie du complexe *A. gambiae* selon Coluzzi (1982) et elles sont apparues durant les cinq derniers millénaires. Les sept espèces ne se distinguent pas avec leur morphologie mais par des réarrangements chromosomiques communément répandus et qui permettent d'identifier les variants. Les vecteurs les plus actifs de la maladie sont les espèces *A. gambiae* et *Anopheles arabiensis*, le premier inféodé aux milieux humides, *A. arabiensis* préférant les habitats xériques. *A. arabiensis* est considéré comme l'espèce ancestrale, originaire de la corne de l'Afrique et de la Péninsule Arabique.

La présence d'inversions chromosomiques indique que *A. arabiensis* a donné naissance à d'autres espèces dont la lignée menant à *A. gambiae*. La structure chromosomique de *A. gambiae* est adaptée aux forêts humides africaines mais l'espèce ne peut se reproduire que dans des milieux modifiés par l'agriculture humaine car la larve a besoin de la lumière du soleil pour se développer. Ces conditions ont entraîné l'évolution de comportements « anthropophiles » chez *A. gambiae*, avec pour conséquence la propagation de l'infection par le *Plasmodium falciparum* chez l'homme.

Un modèle de spéciation par suppression des recombinaisons a été proposé par Coluzzi (1982) à propos de la spéciation dans le complexe d'espèces relatif à *A. gambiae*. Une population isomorphe (semblable) pour ses chromosomes colonise un nouvel environnement et rencontre des conditions de vie marginales pour l'espèce *A gambiae*. Des mutations entraînent une adaptation à l'environnement local mais les flux génétiques entretenus avec la population centrale diluent les allèles adaptés aux conditions marginales. Seuls les allèles protégés par un réarrangement chromosomique échappent à cette dilution. Ce modèle de spéciation chromosomique est appelé « spéciation écotypique » et c'est lui qui prévaut dans l'explication des formes de spéciation chez *A. gambiae*. Ce modèle est fondé sur l'observation d'inversions chromosomiques qui ne sont pas distribuées au hasard dans la

nature. La théorie précise que les écotypes comporteraient des régions du génome à la base d'adaptations pour des habitats spécifiques fréquentés par différentes formes de *A. gambiae*. La divergence génétique entre ces populations, conservée par la réduction des recombinaisons, associée aux inversions chromosomiques, peut alors évoluer. Ce modèle est devenu le paradigme central expliquant l'évolution à partir d'inversions chromosomiques. Mais il n'échappe pas aux critiques comme cela a été vu plus haut (Ayala & Coluzzi, 2005). Ainsi Lanzaro & Lee (2013) examinent la différenciation chromosomique chez *A. gambiae*, associée à des habitats distincts le long de cours d'eau de l'Ouest africain (Niger et fleuve Sénégal). Contrairement aux prévisions, les auteurs ne trouvent aucune association entre des habitats distincts et des inversions chromosomiques particulières. De plus, des comparaisons étendues à l'ensemble du génome entre des individus présentant ou non des inversions ne sont pas parvenues à identifier des complexes de gènes coadaptés liés aux inversions. Pris dans leur globalité, ces résultats fragilisent clairement le modèle de la spéciation écotypique.

Klepacka et al. (2014) affirment que les inversions chromosomiques sont des structures anormales associées à un risque d'infertilité dû à la probabilité accrue de produire des gamètes anormaux. Plusieurs espèces de souris présentent des réarrangements chromosomiques différents. Lorsqu'ils sont présents sous forme hétérozygote chez des hybrides, ces réarrangements sont la cause de complications lors de la méiose et donc d'infertilité. Si ces constatations, faites surtout chez les mammifères, s'appliquent au moins en partie à d'autres groupes, le vecteur de l'arrêt des flux génétiques n'est plus à chercher dans un modèle de spéciation écotypique mais plus simplement dans les difficultés d'appariements de chromosomes présentant des inversions, lors de la méiose. Powell, 1997 affirme que les réarrangements chromosomiques peuvent conduire à une réduction de la fertilité. Il ajoute que cet effet diffère suivant les groupes concernés et, par exemple, il serait moins marqué chez les drosophiles (Powell, 1997 ; Reis et al., 2018).

8. 8 « Discussion et conclusion »

8. 8. 1 « Flux génétiques et îles de différenciation »

Quelques orientations génétiques capables d'initier la spéciation ont déjà été évoquées. La métaphore des « îles de divergence génétique », localisées dans certaines régions du génome, soit un simple nucléotide ou l'ensemble d'un chromosome, fait partie de ces mécanismes. L'idée, issue des travaux de Via (2009) et Nosil & Feder, 2012 propose que des sites soumis à la sélection divergente entraînent la différenciation d'un groupe de gènes pouvant englober d'autres parties du génome, par addition de gènes liés. Un espace distinct, une île de divergence génétique, se singularise dans le génome, créant un espace où le flux génétique est réduit, ce qui favorise l'isolement de la population. Ces propositions, aussi intéressantes soient-elles restent avant tout théoriques. Les régions comportant un flux de recombinaisons restreint sont identifiées par le seul fait de leur divergence d'avec d'autres régions du génome soumises à de nombreuses recombinaisons mais des allèles supportant les adaptations ne sont pas identifiés. Noor & Bennett (2009) relèvent d'autres mécanismes ou bien des artefacts pouvant expliquer l'existence de ces îles de divergence génétique.

Le génome complet d'oiseaux d'Amérique du Sud a été séquencé (passereaux du genre *Sporophila* ou sporophile). Ils semblent s'être séparés récemment en plusieurs espèces distinctes génétiquement. Par contre, ces espèces sont écologiquement et morphologiquement indistinctes, si l'on exclut la couleur du plumage ce qui suggère l'intervention de la sélection sexuelle. De plus, ces oiseaux ont des domaines de distribution qui se recouvrent largement et plusieurs indices permettent d'établir que le flux génétique entre les espèces, pendant et après la radiation, s'est maintenu. Les analyses de Hejase et al., 2020 montrent que leur génome comprend plusieurs îles de différenciation génétique. Ces îles sont riches en gènes impliqués dans la synthèse de la mélanine, ce qui suggère un lien avec les variations dans la couleur des plumes. D'après les analyses de ces auteurs, il existe de nombreuses preuves d'une relation entre des épisodes de sélection récents et les îles de différenciation génétique. Au contraire, il n'y a pas (ou peu) de preuves d'une influence de la sélection pour limiter les flux génétiques. En précisant le moment d'intervention des épisodes de sélection, les auteurs peuvent distinguer entre une sélection intervenant durant la spéciation et donc certainement impliquée dans la réduction du flux génétique ou une sélection plus récente, intervenant après la spéciation. Les résultats indiquent que la plupart des épisodes de sélection sont récents, postérieurs à la spéciation et donc qu'ils ne sont pas engagés dans la réduction des flux génétiques.

Dans le cadre de la spéciation résultant de la sélection divergente (spéciation écologique), la question des flux génétiques et de leur interruption éventuelle reste centrale. À ce sujet, une remarque s'impose : ce type de spéciation demande une permanence des conditions qui gouvernent la sélection divergente durant la plus grande partie de l'épisode de spéciation. Une telle constance est pour le moins douteuse au vu de la versatilité de l'environnement. La sélection naturelle entraîne elle aussi des changements liés à son intervention. La fitness relative des organismes est aussi modifiée du fait même de l'action de la sélection naturelle (notion de fitness dépendante de la densité). En effet, Martin et al. (2015), en conclusion de leur étude sur la spéciation de poissons cichlids des lacs du Cameroun, écrivent que la forte sélection disruptive nécessaire pour compléter la spéciation sympatrique doit être rare dans la nature.

8. 8. 2 Chaque spéciation est-elle un événement singulier ?

Les variations génétiques à l'origine de la spéciation sont complexes, elles amènent à l'examen de l'ensemble du génome, des concepts comme celui des îles de différenciation génétique ont certainement leur place dans cette recherche, à condition que leur formation soit précisément délimitée dans le temps. Il est particulièrement difficile de privilégier un mode de spéciation plutôt qu'un autre. La spéciation sympatrique a fasciné les biologistes depuis sa conception par Darwin et son principe de divergence. La création d'une nouvelle espèce en présence d'un flux génétique important établit une nouvelle fois la puissance de la sélection naturelle. Mais le charme a ses limites et les exemples convaincants restent l'exception. La spéciation écologique réintroduit la sélection naturelle (sélection divergente) dans un contexte moins rigide que celui de la spéciation sympatrique. Selon Butlin et al., 2012 la divergence écologique dirigée par la sélection naturelle est un prérequis quant à l'isolement reproductif et donc l'arrêt des flux génétiques. Mais les changements sont complexes et fluctuants, cette volatilité découle en partie de la dépendance de la sélection et de la fitness aux évolutions qu'elles induisent. Par ailleurs, Svensson (2011) et Hendry (2017) soutiennent qu'il n'est pas possible d'estimer l'importance de la spéciation écologique dans la diversification de la vie. De plus, certains chercheurs réaffirment l'existence d'une « spéciation non-adaptative » (e. g. Czekanski-Moir & Rundell, 2019 et références associées) avec des arguments qui s'appuient sur la radiation de lignées présentant peu ou pas de divergences écologiques. L'impression générale, qui peut être induite, entre autres, des travaux de Coyne & Orr (2004) et Barraclough (2019), reste qu'une période d'isolement géographique

est nécessaire pour interrompre les flux génétiques entre populations, condition sine qua non de la spéciation.

Dès lors, on peut effectivement soutenir que chaque spéciation est un processus unique. Il devient difficile de forcer un processus de spéciation dans une catégorie précise (Butlin et al., 2012, e. g. spéciation allopatrique, sympatrique). Mais celles-ci gardent leur utilité car elles soulignent un point crucial dans la spéciation, l'importance des flux génétiques et de leur contrôle. D'autre part, des mécanismes comme la spéciation par hybridation ou la spéciation chromosomique sont capables d'arrêter le flux génétique de manière presque instantanée (Coyne & Orr, 2004). Leur importance dans l'ensemble des processus de spéciation reste discutée mais Mallet (2007) n'hésite pas à parler, à propos de la spéciation par hybridation, d'une similitude avec les macromutations.

En conclusion, les mécanismes entraînant la spéciation sont multiples et, dans l'état actuel des recherches, il est impossible d'estimer leur importance relative, constat certainement décevant pour les lecteurs et le public intéressé par la biologie évolutive. Cependant, les développements concernant l'architecture du génome apportent un nouvel éclairage sur la spéciation mais aussi pourraient, encore une fois, remettre en question le concept biologique de l'espèce. La spéciation est aussi le moteur de la diversité biologique qui sera abordée plus loin. Quoi qu'il en soit, la création de nouvelles espèces, séparées génétiquement des autres entités biologiques, permet l'exploration de nouveaux espaces dans l'univers génétique et la réalisation de nouveaux phénotypes capables d'intégrer et d'enrichir la diversité de la biosphère.

Évolution et Biodiversité

Pourquoi l'évolution est-elle à l'origine de la diversité biologique ? Y a-t-il un sens à cette question, tant les deux termes évoquent les mêmes images d'une nature replète en organismes de toutes sortes, engagés dans leurs activités quotidiennes et qui s'offrent plus ou moins complaisamment à la curiosité du public. Il n'échappe à personne que l'évolution peut être définie comme la synthèse de l'ensemble des phénomènes qui ont conduit à la diversité biologique telle qu'observée actuellement ou telle qu'elle était dans le passé. À tout point de vue, cette diversité est importante, autant par le nombre d'espèces recensées que par la diversité des formes et des habitudes. La question mérite d'être précisée, elle pourrait s'articuler dans ce sens : les mécanismes évolutifs adoptés pour rendre compte de la diversité biologique, la sélection naturelle en premier lieu, permettent-ils d'expliquer toute la variété des formes vivantes ?

De fait, il existe un paradoxe dans les arguments de Darwin au sujet de la sélection naturelle et de sa capacité à produire la diversité biologique. La sélection naturelle favorise les individus qui laissent le plus de descendants, axiome intangible gravé dans les principes qui régissent la fitness des organismes (*survival of the fittest*). Les descendants de ces individus reçoivent ces avantages de leurs parents et continuent à se multiplier, monopolisant les ressources. Pendant ce temps, d'autres espèces, moins favorisées, voient leur population décroître pour finalement disparaître. Cela s'apparente-t-il à un mécanisme capable de générer la diversité des animaux et des plantes ? Pas vraiment, ce processus évoque plutôt l'apparition de créatures dotées de capacités hors norme, monopolisant les ressources au détriment des moins favorisés (Silvertown, 2008 ; Johnson, 2006).

Ainsi, durant le vingtième siècle, beaucoup de biologistes regardent les explications de Darwin au sujet de la spéciation et de la diversité biologique comme étant embrouillées et peu crédibles (e. g. Mayr, 1942 ; 1992 ; Sulloway, 1979 ; Coyne & Orr, 2004).

9. 1 « Principe de divergence et niche écologique »

Darwin est bien conscient de la difficulté évoquée plus haut et c'est pourquoi il introduit le « principe de divergence » qui s'exprime ainsi : « *the more diversified the descendants from any one species become….they will be better enabled to seize on many and widely diversified places in the polity of nature and so be enabled to increase in numbers.* » (*Origin of species :* 112). En d'autres termes, les descendants d'une espèce pourront se diversifier s'ils sont capables d'utiliser les nombreuses opportunités offertes par le milieu naturel.

Le principe de divergence s'appuie sur la sélection naturelle qui favorise la spécialisation, donc la diversification des organismes qui s'adaptent à des conditions locales pour lesquelles leur fitness sera optimisée (ainsi, ils s'établissent sur un pic ou près d'un pic de fitness dans le paysage adaptatif). Dans une version moderne des « *places in the economy of nature* » transparaît la notion de **niche écologique**. L'adaptation à des niches nouvelles est la solution proposée par Darwin au problème de la diversification des organismes. Chaque organisme prospère dans une niche qui lui est propre. Plus précisément, la sélection naturelle dispose d'une grande variété de réactions pour intervenir. Dans ces conditions, il existe des avantages adaptatifs favorisant la sélection de formes différentes, correspondant aux différents aspects du milieu, i. e. à des niches écologiques variées. L'ensemble des organismes spécialisés ainsi apparus, bien que résultant de l'action de la sélection, n'ont pas de véritables occasions de développer une forte compétition entre eux. Le principe Gausien (Gause, 1934) « d'exclusion compétitive » vient formaliser les thèses de Darwin et de Wallace. Il assure que deux espèces ayant des modes de vie semblables, donc des effets compétitifs identiques, ne peuvent coexister localement.

Il existe bien d'autres voies menant à l'évolution de nouvelles espèces (voir spéciation chapitre 8). Mais des exemples relevant de la théorie des niches écologiques sont aussi connus. Silvertown (2008) a étudié la flore des prairies crayeuses du sud de l'Angleterre. Leur richesse est surprenante, par exemple une surface d'un dixième de m^2 peut abriter une trentaine d'espèces de plantes à fleurs, la plupart de petite taille. Comme l'écrit Silvertown, les admirateurs de cette flore passent de longues heures allongés sur leur estomac et à se plaindre de leurs coudes. Comment une telle richesse spécifique est-elle possible sur une surface crayeuse aussi réduite, alors qu'aucune niche distincte ne se remarque ? Une première réponse vient du pâturage par les moutons et les lapins qui préfèrent les plantes les plus nombreuses et les plus hautes (e. g. *Brachypodium pinnatum*, le brachypode penné, plante considérée comme espèce envahissante des pelouses calcaires). L'élimination de ce type

de plantes par le pacage permet de maintenir des plantes plus petites et moins prolifiques. Cependant, le problème de la différenciation des niches reste entier. Des mesures très précises de la quantité d'eau dans les sols et de ses variations annuelles vont mettre en évidence un gradient d'humidité dans les milieux crayeux. Il permet de distinguer des plantes tolérantes soit à des excès temporaires d'humidité, soit à la sécheresse mais pas aux deux. Ainsi se dessine un paysage adaptatif consistant en une mosaïque de niches disposées sur des parcelles réduites dont les conditions hydriques diffèrent.

La littérature théorique, notamment les articles de Chesson (1991 ; 2000) supportent l'idée que la coexistence des espèces nécessite des différences écologiques entre elles, de celles qui déterminent des niches écologiques particulières. Dans le cas de deux espèces dont les niches se recouvrent partiellement (elles ont, par exemple, une ressource commune parmi d'autres), chaque espèce doit limiter sa croissance pour assurer la coexistence. Ceci peut se lire simplement, sous la forme : la compétition intraspécifique doit être plus importante que la compétition interspécifique. Curieusement, dans son modèle, Chesson (2000) ne tient pas compte de l'immigration comme facteur possible du maintien de la coexistence dans un périmètre donné. Selon lui, considérer l'immigration sous cet angle équivaut à un raisonnement circulaire. Mais cette prétendue circularité a bien du mal à s'inscrire dans la sphère des connaissances acquises avec la théorie des métapopulations. Celle-ci montre de façon indiscutable que la survie des espèces sur une aire de répartition doit beaucoup aux mouvements des populations entre des aires géographiques distinctes. Plus généralement, la théorie des métapopulations que nous détaillerons plus loin cherche à saisir la composante spatiale de la biodiversité et de son maintien, comme le fait d'ailleurs, à une échelle plus grande, la biogéographie (MacArthur & Wilson, 1967 ; Hanski & Gilpin, 1991).

9. 2 « Causes de la diversification, coexistence des espèces »

Il est évident que l'apparition et le maintien de la diversité ne peuvent se résumer à la notion de divergence et de niche écologique. Cela a été vu, de nombreux mécanismes sont impliqués dans la spéciation et la sélection naturelle intervient dans beaucoup d'entre eux comme le montrent les recherches sur la spéciation écologique. Cependant, malgré un corpus très copieux d'études, s'étendant maintenant sur plus de deux décennies, les spéciations purement écologiques, sans intervention d'une forme d'isolement géographique et par le seul jeu de la divergence écologique, se comptent toujours sur les doigts de la main. La restriction des flux génétiques par l'effet de la séparation géographique ne demande aucune participation de l'écologie. Voici ce qu'écrit Barraclough (2019) dans un ouvrage récent, *The*

evolutionary biology of species : 89 « l'impression laissée par les études phylogénétiques est celle d'un monde **allopatrique**. Tristement mais effectivement, la plupart des événements liés à la spéciation sont ennuyeux et se résument à un isolement géographique associé à des variations dans un environnement nouveau qui façonnent les divergences génétiques. »

9. 2. 1 Coexistence et compétition

Une hypothèse liée à la théorie darwinienne indique que des espèces parentes, soumises à des conditions écologiques similaires sont l'objet d'une intense compétition menant à des exclusions (e. g. Elton, 1946). Il est effectivement prouvé que des espèces proches phylogénétiquement sont souvent similaires en termes de fonctionnement et de ressources mais la compétition entre elles reste faible ou inexistante, en conditions naturelles ou expérimentales (Anderson et al., 2011 ; Germain et al., 2016). Ainsi les écosystèmes abritent beaucoup d'espèces similaires écologiquement, cela dans les mêmes territoires. Des centaines d'espèces de coléoptères et de papillons peuvent être rassemblées dans des aires réduites de la forêt tropicale. Cette diversité remarquable n'est pas l'apanage des tropiques, elle se remarque aussi dans les zones de climat tempéré. Ainsi, sur une portion de 100 mètres d'un ruisseau du sud de l'Angleterre, plus de 70 espèces de **Chironomidae** (insecte à larve aquatique) se trouvent rassemblées sur les fonds graveleux, selon Ruse (1995). La larve des Chironomidae est bien connue des pêcheurs sous le nom de ver de vase. De tels exemples peuvent être glanés facilement dans la littérature zoologique ou botanique et ceci compte non tenu des **espèces cryptiques** (McPeek & Gomulkiewicz, 2005).

9. 2. 2 Trade-offs et tragédie des plus nombreux

La coexistence des espèces, si elles sont proches et vivent dans des conditions similaires, reste souvent associée à des trade-offs qui ont pour effet de maintenir des équilibres à travers la fitness respective des organismes. Deux types de mécanismes contribuent à la coexistence des espèces selon Chesson (2000) : un effet stabilisateur et un effet égalitaire. Le mécanisme égalitaire tend à minimiser les différences de fitness entre les espèces et favorise leur coexistence. Un mécanisme stabilisateur résulte souvent de trade-offs, l'avantage d'une espèce sur une autre est balancé par des désavantages, l'ensemble évoquant un jeu à somme nulle. Plus souvent, l'effet stabilisateur est compris comme une garantie contre les extinctions en accordant un avantage aux espèces rares. Une espèce rare est moins exposée

aux prédateurs ou aux agents pathogènes, de plus elle affecte peu les ressources ce qui entraîne une croissance rapide de la population si les conditions sont suffisamment stables. La situation inverse est décrite par Garrett Hardin (1968) comme « *tragedy of the commons* » qui peut se traduire par « tragédie des biens communs ». Brièvement, des biens communs (ressources) tels que l'eau ont tendance à être surexploités, les populations importantes épuisent les ressources. Face à cette surpopulation, il n'y a pas d'autre recours que de restreindre la reproduction selon Hardin. Notons en passant que cet article s'adressait aux populations humaines. Peut-être serait-il temps de relire cet essai ?

Les processus évoqués dans les mécanismes stabilisateurs et égalitaires sont profondément intégrés, selon Song et al. (2019), il est donc préférable de les regarder comme un ensemble d'effets participant à la coexistence des espèces, à l'exemple des trade-offs qui peuvent être identifiés indifféremment dans les deux mécanismes (voir aussi Barabás et al., 2018). Vu sous l'angle de la sélection, Marshall (2006) et Niklas (2002) proposent que sous un régime de sélection complexe, dans lequel les organismes sont soumis à de nombreuses demandes d'adaptation venant du milieu, le nombre de trade-offs augmente ainsi que le nombre de phénotypes de fitness équivalente.

McPeek (1996 ; 1998) a conduit une étude sur des larves de demoiselles (libellules) vivant dans des lacs d'Amérique du Nord. Le genre ***Ischnura*** est capable de préempter plus de ressources que le genre ***Enallagma*** qui, de son côté, est mieux armé pour éviter les prédateurs. Les deux genres coexistent mais cette coexistence n'est pas statique, elle dépend des variations du milieu, notamment de la productivité et de l'abondance des prédateurs. De plus, McPeek montre qu'à l'intérieur du genre *Enallagma*, certaines espèces vivent plus volontiers dans des lacs où les libellules représentent les super-prédateurs alors que d'autres préfèrent les lacs où les poissons sont les super-prédateurs. Les conditions de la coexistence ne se résument donc pas à un seul type de trade-off. Ce pluralisme aide à expliquer la coexistence et la répartition des nombreuses espèces de libellules dans les différents habitats des lacs. Cependant, McPeek & Brown (2000) jugent que le nombre d'espèces recensées dans les habitats est toujours trop important pour être expliqué par les mécanismes égalisateurs et les trade-offs reconnus. Il est clair que d'autres fonctions permettant la différenciation sont à l'œuvre, telles que les variables de l'environnement, les migrations, la structure des populations, chacune organisée autour de gradients plus ou moins dépendants. La diversité au niveau régional peut aussi affecter la diversité locale, suivant la théorie des métapopulations. Au final, ces espèces pourraient être des équivalents écologiques, la multiplication des axes de différenciation et des trade-offs

autorise la coexistence dans un contexte de neutralité, tel que formalisé par Hubbell (2001) voir aussi Chase & Leibold (2003).

9. 3 « Espace et diversité : les métacommunautés »

La dispersion et l'immigration des espèces influencent leur distribution et leur abondance locale au cours du temps (e. g. Vance, 1980 ; Holt, 1993). Ceci ressemblerait plutôt à un truisme mais la dimension spatiale de la biodiversité a souvent été mise de côté au profit d'une vision plus statique, celle de la niche par exemple. De toute évidence, la biodiversité se déploie dans l'espace, au niveau local, régional et jusqu'aux grands domaines biogéographiques initialement définis par Wallace (1876). D'ailleurs, une règle intangible de la biodiversité stipule que le nombre d'espèces augmente avec la surface de la zone considérée (**relation espèce-aire**, **species-area relationships**), Preston (1962), Rosenzweig (1995).

Comment la diversité est-elle liée aux mouvements des organismes ? Ceci peut être précisé à des échelles différentes (voir plus haut), le paysage se divise en habitats d'étendue limitée qui constituent le niveau le plus restreint géographiquement de la diversité biologique (**diversité alpha** ou locale). Sur ces surfaces réduites, certaines espèces ne sont représentées que par de rares individus qui peuvent donc disparaître localement. Mais des migrants venus d'habitats voisins vont restaurer ces populations (**effet de sauvetage**, **rescue effect**, Brown & Kodric-Brown, 1977). Un exemple possible est signalé par Harrison (1993), des populations confinées sur une île isolée ont un risque d'extinction plus élevé que des populations dispersées sur plusieurs îles. L'effet de sauvetage est considéré comme une explication plausible dans ce cas mais non exclusive.

9. 3. 1 Métacommunautés et biogéographie insulaire

Une métacommunauté peut être définie comme un ensemble d'espèces liées entre elles par des potentialités de dispersion géographique étalées dans le temps. La théorie de la biogéographie insulaire de MacArthur & Wilson (1967) préfigure celle des métacommunautés. Une dispersion asymétrique d'espèces s'établit entre un continent source de migrants et les îles qui reçoivent les nouveaux venus, ceux-ci pouvant compenser des extinctions éventuelles. Cette théorie a véritablement ouvert de nouveaux horizons, non seulement en biogéographie et en biodiversité mais aussi pour l'ensemble de la théorie de l'évolution, ce qui explique les controverses qui l'entourent et aussi son influence persistante (Losos & Ricklefs, 2010). De quoi s'agit-il ?

Dans la théorie de la biogéographie insulaire, les caractères des individus ne sont pas précisés, seul le nombre d'espèces compte, des changements s'opèrent, la biodiversité change mais le phénotype des espèces, la différenciation des niches ne sont pas considérés. In fine, la composition des faunes insulaires résulte d'un équilibre qui s'établit entre immigrations, extinctions et spéciations. Les différences éventuelles de fitness entre les organismes sont ignorées et la sélection naturelle n'est pas une force active dans le processus. Pour le préciser, selon Hubbell (2001), cette théorie de la coexistence des espèces peut être qualifiée de neutre.

Les métacommunautés sont décrites selon différentes perspectives (Holyoak et al., 2005) mais d'une manière ou d'une autre, l'immigration des espèces intervient et cette dispersion est capable de compenser les effets d'extinctions locales. Ce système admet d'innombrables variables qui, en outre, peuvent se combiner, telles que l'emplacement, le nombre et la taille des localités, l'hétérogénéité de l'environnement physique et biologique ainsi que la succession dans le temps des phénomènes. L'approche darwinienne considère en premier lieu que les distinctions entre espèces et leur coexistence dans un espace donné sont liées, de près ou de loin, à ces différences. La perspective neutre se démarque radicalement de ces conceptions (Caswell, 1978 ; Hubbell, 2001 ; Chave, 2004). Elle ignore les différences entre les espèces et prévoit qu'elles vont suivre une trajectoire aléatoire pouvant les mener à l'extinction. L'immigration et la spéciation compensent ces pertes. L'ensemble des trade-offs, des équilibres et des coopérations qui s'établissent entre les espèces égalisent les effets de la compétition et effacent les variations de fitness. Évidemment, à l'échelle locale, la fitness peut différencier le sort des individus mais dans le contexte plus large des métacommunautés, les dimensions spatiales et temporelles ajustent les trajets des espèces, selon la théorie neutraliste, et l'on peut alors parler d'une **dérive écologique**.

9. 3. 2 Dynamique spatiale et diversité

Les animaux et les plantes demeurent dans des habitats variés et connaissent des taux de croissance et de mortalité différents suivant l'aire occupée. Ainsi, la productivité de certains habitats est trop faible pour entretenir une population qui est alors vouée au déclin (populations puits). Si ces conditions se réalisent, les individus en excès engendrés dans les aires les plus productives (populations source) peuvent migrer et assurer la survie de la population locale qui, sans cela, disparaîtrait des « puits » (Pulliam, 1988).

À titre d'exemple, la mésange bleue (*Cyanites caeruleus*) présente de nombreuses variations dans les modalités de sa reproduction. Elles dépendent,

entre autres, de la répartition géographique de l'espèce et des ressources du milieu. *Cyanites caeruleus* fréquente à la fois des aires continentales, dont les milieux méditerranéens et des îles comme la Corse. Des différences de fécondité existent entre les milieux continentaux et insulaires (Corse). Elles sont liées à la présence, soit du chêne pubescent (*Quercus pubescens*), un arbre à feuilles caduques procurant une nourriture abondante, soit de *Quercus ilex*, aux feuilles persistantes moins riches en ressources. Dans les milieux continentaux riches en *Q. pubescens* les mésanges pondent plus tôt et laissent plus d'œufs. La fécondité des mésanges insulaires est plus faible et le temps de la ponte est retardé par rapport au continent. Dans un milieu insulaire (la Corse) riche en *Q. ilex*, Blondel et al. (1993) enregistrent 30 % d'œufs en moins que sur le continent. Dans ces deux cas, la reproduction est adaptée à la disponibilité des ressources. Toutefois, dans certains milieux continentaux riches en *Q. ilex*, les mésanges pondent tôt et le nombre d'œufs est important, au moins par rapport à ce que l'on observe dans d'autres habitats riches en *Q. ilex*. Ces caractères de la reproduction semblent déconnectés de la disponibilité des ressources. Selon Blondel et al. (1993), la maladaptation de certaines mésanges continentales dans les forêts à *Q. ilex* résulterait d'une migration de mésanges depuis les milieux riches en *Q. pubescens* (source) vers les milieux à *Q. ilex* (puits). Les populations de mésanges bleues se maintiennent dans cet environnement grâce à l'immigration venue de milieux plus riches.

L'effet de secours rappelle étroitement la dynamique des sources-puits : des immigrants venus de localités ayant une forte densité de population préviennent la disparition de populations dans des localités à faible densité. Ces mécanismes, connus aussi sous le nom d'**effet de masse**, maintiennent la diversité des espèces en assurant leur coexistence dans des milieux divers et de productivité variée. On comprend mieux alors les préventions de certains écologistes envers la théorie de la niche, considérée comme réductrice, en faveur d'une théorie de la diversité relevant de phénomènes complexes (e. g. Barot & Gignoux, 2004 ; Mouquet et al., 2005).

Le mécanisme des sources-puits ne s'applique pas seulement à des aires géographiques limitées. Rex et al. (2005) développent une hypothèse expliquant le maintien du peuplement dans les grands fonds océaniques (le domaine **abyssal**, profondeur de plus de 4000 m selon Rex et al.) par l'arrivée de nouvelles populations venant de milieux moins profonds (domaine **bathyal)**, moins de 4000 m. Dans les abysses, la diversité spécifique et la densité des individus sont beaucoup moins importantes que dans le domaine bathyal : 10 000 individus par m^2 dans la région bathyale contre une centaine dans la région abyssale. Ce gradient est dû au sevrage de l'apport en carbone

organique avec la profondeur. Rex et al. considèrent que, dans les abysses, les membres d'une espèce sont peu nombreux et isolés par de larges zones dépeuplées. Ces espèces sont alors vulnérables à l'**effet Allee** et susceptibles d'extinctions chroniques (Courchamp et al., 1999).

Dans ces conditions, seul l'apport d'individus venus du domaine **bathyal**, beaucoup plus productif, peut maintenir la présence de certaines espèces dans le domaine **abyssal**, des mollusques dans ce cas (lamellibranches et gastéropodes), objet de cette étude. Ainsi, la dynamique source – puits joue un rôle majeur dans le peuplement d'un **biome** aussi étendu que méconnu, peut-être le plus vaste sur le globe terrestre. En prime de la répartition et de la densité des organismes, d'autres arguments supportent cette hypothèse. Pratiquement toutes les espèces de mollusques étudiées dans la zone abyssale sont aussi présentes dans la zone bathyale, avec des densités beaucoup plus importantes. Leur répartition est continue de la zone bathyale à la zone abyssale. Ces espèces ont des larves pouvant se disperser, la migration à partir de sources bathyales vers la zone abyssale est donc assurée. Rex et al. (2005) préviennent que leur hypothèse demande toujours des vérifications et l'existence de sources temporaires de carbone dans la zone abyssale doit aussi participer au maintien des espèces.

L'effet Allee, extinction de la Sylvette. L'effet Allee s'observe dans des populations à faible ou très faible effectif, la croissance de la population diminue ou s'arrête et au-delà d'un seuil critique elle peut disparaître. Plusieurs causes sont évoquées, la difficulté pour rencontrer un partenaire de sexe opposé chez les organismes sexués lorsque le nombre d'individus devient très faible et des effets délétères dus à la consanguinité (Allee, 1931).

Edward O. Wilson (1993) nous rapporte le cas de la sylvette de Bachman (Bachman's warbler, Paruline de Bachman), un **passereau** des États-Unis, vraisemblablement éteint ou proche de l'extinction. Cet oiseau se reproduisait jadis dans les régions marécageuses de l'Arkansas à la Caroline du Sud. Dans un récit de John Terborgh, que je reproduis ici, ce qui est certainement une des dernières observations de la sylvette est décrite de façon poignante : en Mai 1954 Terborgh entendit des rumeurs selon lesquelles un mâle de l'espèce de Bachman avait été aperçu à Pohick Creek en Virginie, non loin d'où il habitait : « je me suis rendu à l'endroit que l'on m'avait décrit et, à ma grande surprise, j'ai entendu la sylvette. Je n'ai eu aucune difficulté à voir l'oiseau. C'était un mâle doté de tout son plumage. Il était posé sur une branche découverte à peu près à six mètres de hauteur et je pouvais le voir parfaitement tandis qu'il chantait. C'est à peine s'il s'est arrêté pendant les deux heures que j'ai passées là. À regret, je m'en suis allé, me demandant si je renouvellerais jamais cette observation. Et je ne l'ai jamais renouvelée. »

D'autres ornithologues amateurs ont attesté que ce mâle est revenu sur le même site les deux printemps suivants. Il n'a jamais été rejoint par une femelle. Ses performances vocales signifiaient pourtant qu'il était en excellente condition pour se reproduire mais aucune femelle de l'espèce ne devait jamais le rejoindre. Les sylvettes, devenues rares, se déployaient sur une vaste étendue dans le Sud-est des États-Unis au printemps, devenant alors difficiles à localiser, rendant les rencontres pour former des couples très improbables. Une fois cette situation installée, il n'y avait plus aucune chance de survie pour l'espèce.

Hétérogénéité et dynamique spatiale. La diversité spécifique s'organise autour de nombreux facteurs, dont l'hétérogénéité des habitats et la dynamique spatiale qui les relient, ce qui détermine un espace complexe, allant bien au-delà du principe de divergence et de niche écologique (Andrewartha & Birch, 1954 ; Levins, 1969). Dans son article sur la diversité du plancton marin, Hutchinson (1961) a déjà reconnu l'importance de l'hétérogénéité spatiale et temporelle de l'environnement pour le maintien de la diversité et la conservation des espèces. D'autre part, Skellam (1951) met en évidence des trade-offs liés à la coexistence dans un seul habitat. Par exemple, il montre que deux espèces, dont l'une est supérieure à l'autre pour ce qui est de la compétition, peuvent tout de même coexister dans le même habitat s'il existe un trade-off entre compétition et capacité de reproduction. Hastings (1980) montre aussi la possibilité d'un trade-off entre compétition et capacité de colonisation : ce modèle prédit qu'un nombre virtuellement infini d'espèces peuvent coexister dans une localité, pourvu que des trade-offs liés à l'immigration s'y exercent (e. g. Hastings, 1980 ; Tilman, 1994).

Les mouvements des espèces et le renouvellement dans la diversité qu'ils induisent ne se résument pas à des échanges locaux ou régionaux. À l'occasion d'événements climatiques ou bien de la réunion de domaines terrestres ou marins à la suite de mouvements tectoniques, des échanges fauniques majeurs peuvent intervenir. Un des plus connus résulte de la réunion de l'Amérique du Nord avec l'Amérique du Sud, le Grand Interchange Américain (*Great American Interchange*) au cours du Pliocène (Simpson, 1980 ; Webb, 1991). Beaucoup de lignées de mammifères ont traversé l'Isthme de Panama, dans les deux sens, avec par exemple l'arrivée de carnivores tels que des canidés ou des félins en Amérique du Sud et celle de paresseux (e. g. *Megalonyx jeffersonii*) en Amérique du Nord. Curieusement, ces échanges sont asymétriques, les faunes d'Amérique du Sud étant les plus impactées par l'arrivée des faunes d'Amérique du Nord. Ces déplacements peuvent nous donner des renseignements très utiles sur les caractéristiques des espèces qui s'implantent loin de leur contrée d'origine,

elles sont appelées espèces envahissantes. Le sens commun enseigne que les espèces envahissantes s'implantent de préférence dans des milieux présentant des conditions proches de celles de leur milieu d'origine. Ceci est vérifié dans plusieurs cas mais des contre-exemples sont connus. Un des plus spectaculaires est relaté par Joseph Grinnell (1919) qui intitule son article « *The English house sparrow has arrived in Death Valley : An experiment in nature* ». De toute évidence, le moineau domestique (*Passer domesticus*) n'a pas quitté la fraîcheur anglaise pour se fixer, sans coup férir, dans un des endroits les plus chauds et les plus arides au monde. L'implantation s'est faite par étapes depuis la côte Est de l'Amérique du Nord mais cette arrivée dans la Death Valley, comme tant d'autres cas, est difficilement réconciliable avec la théorie de la niche écologique. Vermeij (2004a ; 2005) écrit que la flexibilité adaptative et les nombreuses interactions des espèces leur permettent de s'adapter lorsqu'elles viennent dans de nouveaux milieux.

9. 3. 3 Portrait d'une espèce envahissante

En regard du changement climatique actuel, les espèces envahissantes sont devenues un sujet d'inquiétude majeur qui a suscité de nombreuses spéculations sur les caractéristiques qui font d'elles ce qu'elles sont (e. g. Rejmánek & Richardson, 1996). Pour dire le moins, les résultats de ces recherches sont peu convaincants. Selon Ricklefs (2005), les écologistes n'ont pas réussi à s'accorder sur l'existence d'attributs qui feraient d'une espèce un bon envahisseur. L'existence d'un trade-off entre compétition et colonisation (voir plus haut) a certainement quelque chose à voir avec cette difficulté. Par exemple, Diamond (1975) remarque que beaucoup d'espèces d'oiseaux sont largement distribuées à travers les îles de la Mélanésie et de la Micronésie mais les îles de petite taille abritent un nombre réduit d'espèces. Celles-ci peuvent éventuellement coloniser des îles plus grandes mais elles ne s'y établissent pas. Diamond conclut que les oiseaux ayant des aptitudes importantes à la colonisation sont des compétiteurs inférieurs sur des îles plus grandes, accueillant de nombreuses espèces. Dans la même veine, Vermeij (2005) écrit que des organismes dominants dans certains milieux, ayant une forte influence sur d'autres espèces sont généralement peu doués pour la colonisation.

Selon Calcagno et al. (2006) le modèle du trade-off compétition-colonisation offre un cadre théorique et empirique permettant de comprendre la coexistence des espèces et leur disparition suite à la destruction des habitats. De plus, il est souvent utilisé pour décrire la dynamique des interactions hôte-parasite. Cai (2022) a pu étendre ce cadre à d'autres

variables (perturbations de l'environnement et taux d'occupation des milieux) et il montre que la coexistence des espèces dépend nettement du trade-off en question mais aussi des autres variables introduites. Peut-on dire pour autant que le bon colonisateur n'existe pas, ni dans les sciences biologiques ni dans les sciences politiques ? Plutôt que de s'attacher exclusivement aux caractéristiques des espèces, il serait certainement opportun de distinguer entre les différentes étapes et conditions de l'immigration et les prédictions possibles pour chacune d'elles. Ainsi Kolar & Lodge (2002), Moyle & Marchetti (2006) et Dodds (2009) isolent plusieurs moments dans l'immigration (transport, introduction, établissement, histoire de vie des immigrants, relations avec les humains) et tentent de séparer les facteurs qui interviennent dans chacun d'eux. Des stratégies soutenant la fécondité (**stratégies *r***) et l'aptitude à la compétition sont souvent avancées comme favorables à l'immigration. Le facteur certainement le plus cité est une valeur élevée de ***r*** (fécondité importante pour résumer). Intuitivement, les raisons ne manquent pas : si le nombre de jeunes est élevé, la population s'agrandit rapidement et la menace d'extinction pour l'espèce envahissante s'éloigne du même coup ; de plus si la population fondatrice s'accroît régulièrement, elle pourra explorer d'autant plus de milieux et avoir plus d'occasions de trouver des conditions favorables. Pourtant Lawton & Brown (1986) concluent que le facteur ***r*** seul n'est pas le déterminant principal de la réussite de l'immigration, il n'est même pas sûr qu'il en soit un acteur important. Pimm (1989) et Lodge (1993) affirment que des trade-offs existent entre les facteurs supposés favorables à l'invasion, ils s'expriment de façons diverses suivant les groupes taxonomiques et les étapes de l'invasion.

En raison de la nature limitée du budget énergétique d'un organisme, des changements dans la répartition des ressources entre des fonctions biologiques s'opèrent, par exemple entre la fécondité, la croissance ou la maintenance. Des trade-offs surviennent inévitablement entre ces fonctions pour la simple raison que l'énergie dépensée dans une activité ne peut pas l'être dans une autre. Les trade-offs se réalisent entre les individus au sein d'une même espèce mais aussi entre les espèces, la quantité d'énergie nécessaire à la vie d'un individu (exprimée par le **taux métabolique**) peut être très différente même chez des formes étroitement apparentées, à masse égale, bien entendu (Dunham, 1993).

Beaucoup d'exemples montrent qu'en période de stress les animaux qui réagissent le mieux ont un taux de métabolisme relativement faible (e. g. Hoffmann & Parsons, 1991 ; Hoffmann & Blows, 1993). Les animaux au métabolisme bas peuvent se contenter d'une quantité minimale de nutriments, avantage évident lors de perturbations de l'environnement. Par exemple, des

marsupiaux ou des mammifères **euthériens** soumis à des restrictions de nourriture répondent, entre autres, par une baisse de leur métabolisme (e. g. Peña-Villalobos et al., 2020). La question de l'approvisionnement devient vite critique. Des animaux comme les mammifères, ayant un métabolisme élevé, peuvent restreindre leurs besoins mais de manière limitée car leur **taux de métabolisme basal** (l'énergie nécessaire aux seules fonctions vitales) reste important. Or toute invasion compte une période pendant laquelle l'animal se trouve hors de son milieu habituel, il est alors forcément soumis au stress (difficultés de déplacement, restriction des ressources, adaptation à un ou plusieurs milieux nouveaux). Ici se dessine la possibilité de trade-offs répartis entre deux moments de l'invasion, celui du déplacement, pendant lequel l'organisme change de milieu et sera confronté à des environnements inconnus ou hostiles et celui où il s'adapte et éventuellement se propage dans de nouveaux milieux. Durant la première étape, une stratégie économe en énergie, de type K, favorisera certainement la réussite du voyage. Qui veut voyager loin ménage sa monture nous dit le dramaturge Jean Racine. Durant la deuxième période, une **stratégie *r***, associée à une dépense énergétique importante, sera avantageuse. Ces trade-offs s'exercent aussi bien entre les individus à l'intérieur d'une espèce qu'entre les espèces elles-mêmes. Par exemple, une espèce qui peut s'accommoder facilement au stress et rejoindre de nouveaux territoires peut avoir des difficultés pour s'y implanter et pour donner naissance à des populations suffisamment nombreuses afin d'éviter l'extinction (effet Allee). Ainsi il existe une corrélation négative entre la résistance au stress et des traits qui, en condition normale, sont synonymes de fitness élevée associée à des taux de métabolisme appréciables (Pough, 1989 ; Parsons, 1990 ; Hoffmann & Parsons, 1991). La notion de compétition/colonisation trade-off s'inscrit dans cette logique (e. g. Levins & Culver, 1971 ; Tilman, 1994) et ce trade-off est un mécanisme stabilisateur potentiel permettant la coexistence des espèces et le maintien de la biodiversité (Muller-Landau, 2008 ; Mittelbach & McGill, 2019).

Avant d'en terminer, il faut signaler que les contraintes envisagées ci-dessus s'effacent en partie pour beaucoup d'animaux et de végétaux. La dispersion est souvent assurée par des agents liés à la reproduction, spores, fruits et graines, par exemple chez les végétaux ou les œufs chez les animaux. Mais là aussi des trade-offs peuvent intervenir, comme celui, bien documenté, entre la taille des graines et leur nombre.

9. 3. 4 Retour à la niche et au principe de divergence

Une étude comprenant 523 oiseaux d'Amérique du Sud se propose de

vérifier si la diversité biologique d'une région (ici le nombre d'espèces de passereaux) est liée au nombre de niches disponibles (Pigot et al., 2016). Les oiseaux étudiés se répartissent suivant un **transect** allant de basses plaines du Pérou (250 m) jusqu'au sommet des Andes (4000 m). Cette région d'Amérique du Sud (la déclivité Andes-Amazonie) accueille près de 10 % des espèces de passereaux dans le monde et c'est un lieu de choix pour étudier les gradients de diversité **:** la richesse en espèces décline des tropiques vers les pôles et de basses altitudes vers les sommets. La réalisation des niches écologiques est estimée d'après deux critères dans cet article : les espèces sont séparées en groupes fonctionnels (fondés sur l'alimentation, le comportement, l'histoire de vie), d'une part ; d'autre part avec la prise en compte de traits du phénotype des oiseaux, choisis pour leur implication présumée dans le mode de vie (e. g. taille du bec et de la queue), autrement dit de possibles adaptations. Un premier résultat intéressant montre que les groupes fonctionnels correspondent, en général, à des traits morphologiques particuliers (ou des régions de **l'espace morphologique** différentes dans les termes de l'article). Par exemple, des espèces comme les hirondelles (Hirundinidae) qui capturent les insectes en vol ont des ailes longues et pointues alors que des espèces qui capturent les insectes sur les branches ou les troncs (e. g. Grimpar à bec rouge, *Campylorhamphus trochilirostris*) ont des ailes de longueur moyenne et des becs relativement longs. Le gradient de diversité dû à l'élévation est marqué et progressif : 280 espèces dans les plaines (300 m), 21 espèces près des sommets (4000 m). Curieusement, tous les groupes fonctionnels présents dans les basses altitudes le sont aussi près des sommets (plus de 3500 m). Les auteurs ne trouvent aucune relation entre la spécialisation des espèces (e. g. spécialisation alimentaire ou acquisition des aliments) et leur répartition selon l'altitude. De plus, les traits morphologiques sont distribués de façon aléatoire le long du gradient et ne se distinguent pas d'un modèle neutre. Les auteurs concluent que le gradient de diversité observé chez les passereaux avec l'altitude ne se traduit pas par une expansion du nombre de niches dans les basses altitudes, pourtant les plus riches en espèces. En d'autres termes, le nombre de niches écologiques et la richesse spécifique sont décorrélés sur les pentes des Andes. Cependant, les auteurs avancent le concept de « *niche packing model* » qui, selon eux, et, comme j'ai cru le comprendre, reflète une superposition au moins partielle des niches écologiques. Ce terme renvoie plutôt à une difficulté ou même une incapacité à définir les conditions écologiques qui permettraient l'installation d'une espèce donnée. Au final, cette étude, remarquable par ailleurs, ne délivre que peu de supports pour l'existence d'un concept de niche fondé sur l'idée de divergence Darwinienne.

Dans le but d'expliquer la coexistence d'un grand nombre d'espèces, Tilman (1994) affirme que seule la présence de trade-offs interspécifiques est nécessaire, équilibrant les réponses aux contraintes du milieu. On le voit, ces perspectives évoquent une dynamique écologique neutre, la pluralité des interactions ajoutée aux variations fortuites de l'environnement et aux trade-offs interspécifiques agissent comme des facteurs lissant les différences entre espèces et, en dernier ressort, assurent leur coexistence. Les articles de Lawton (1999 ; 2000) dans lesquels il soutient qu'il n'existe pas de lois en écologie et que la recherche de causes simples, telle que la compétition, pour expliquer l'organisation des communautés et la coexistence des espèces est vouée à l'échec s'inscrivent dans la même logique. Les difficultés conceptuelles rencontrées par l'écologie dans la compréhension de la biodiversité ne sont pas nouvelles, des auteurs comme Connell (1980), Hengeveld (1989), Drury (1998), parmi d'autres, les ont anticipées. Le nombre de ramifications dans les interactions entre organismes est tel que l'application de principes réductionnistes comme celui de la niche ne peut rendre compte de la complexité des écosystèmes selon Solé & Bascompte (2006) alors que Dodds (2009) affirme que la plupart des questions concernant le fonctionnement des communautés restent, pour l'instant, sans réponses.

A contrario, dans le livre de Mittelbach & McGill (2019) *Community ecology*, par ailleurs excellent, la notion de niche reste essentielle pour expliquer la coexistence des espèces, au regard des différences écologiques qui les séparent. Cependant, Mittelbach & McGill : p 154 admettent que la théorie de la niche n'a pas réussi à intégrer les multiples facettes de la coexistence des espèces, donc de la biodiversité.

9. 4 « Une théorie neutraliste de la biodiversité »

Les remarques précédentes montrent que la seule théorie de la niche écologique comme explication de la diversité biologique peut difficilement intégrer la mobilité des espèces et les trade-offs qui l'accompagnent. Plus simplement, dans les environnements riches en espèces, il est impossible de concilier le nombre d'espèces et le nombre de niches. C'est le paradoxe du plancton, déjà signalé par Evelyn Hutchinson (1961) : la diversité du phytoplancton est impressionnante malgré des ressources limitées. Des chercheurs ont proposé que les composantes biologiques et physiques de cet environnement interagissent, aucun équilibre n'est atteint, aucune niche stable ne peut s'établir et aucune espèce n'est favorisée dans l'espace marin soumis à une mobilité permanente (Scheffer et al., 2003).

Une théorie neutre de la biodiversité a été avancée par Hubbell (2001),

dans les traces de la théorie de la biogéographie insulaire de McArthur & Wilson (1967). C'est en réponse à la pléthore de publications, toutes plus ou moins convaincantes et compatibles entre elles, cherchant à expliquer l'abondance des arbres qui coexistent dans les forêts tropicales que Hubbell propose sa théorie. Elle est neutre au sens biologique car elle ne retient rien des attributs des individus ou des espèces. La théorie suppose un écosystème dans lequel l'apparition et l'extinction des individus sont des événements aléatoires, sans lien avec les caractéristiques des organismes, aucun trait ne distingue un individu d'un autre. Les espèces peuvent s'éteindre et de nouvelles espèces apparaître. Quand un individu décède, un nouvel individu le remplace, issu d'une espèce existante ou d'une nouvelle espèce. Bell (2001) admet aussi la migration comme facteur de remplacement. Des paramètres peuvent être ajustés dans cette théorie : le taux de spéciation ou le taux d'immigration (m) et θ, une mesure de la richesse de la communauté. Avec ces deux grandeurs, auxquelles s'ajoute le taux d'extinction, la théorie neutraliste entreprend de décrire la complexité des communautés naturelles.

Hubbell (2001) a étendu sa théorie à la dynamique diversité locale-diversité globale via la dispersion. Elle s'apparente à celle des métacommunautés, ceci dans un cadre neutre. Les prémices du modèle supposent un espace géographique d'étendue fixe, des ressources semblables selon les régions et un nombre total d'individus fixé lui aussi. La neutralité impose aussi que tout individu ait la même probabilité de coloniser un espace. Le résultat est appelé « dérive écologique », l'abondance locale des espèces fluctue de façon aléatoire, la densité d'une espèce peut diminuer jusqu'à la disparition du dernier individu et des extinctions interviennent, causées par la dérive écologique. Pendant ce temps, dans l'ensemble du territoire, l'immigration et la spéciation maintiennent la diversité spécifique. Là encore, chaque individu dans la population a la même probabilité d'engendrer une nouvelle espèce. Le principe de neutralité est irréaliste, comme Hubbell lui-même l'admet et son but avoué est de voir jusqu'où il peut aller dans ses prédictions avec des principes simples. Curieusement, la neutralité « fait le job », la théorie est capable de prédire avec une remarquable justesse plusieurs aspects de la biodiversité, tels que la distribution de l'abondance des espèces ou la relation entre la surface disponible et le nombre d'espèces, au moins sous certaines conditions (voir Dodds, 2009). Cette théorie a amené un flux continu de publications, avec des évaluations aussi bien positives que négatives.

Ainsi une courbe théorique établie sur les principes de la neutralité se conforme de façon remarquable à la courbe représentant l'abondance des individus pour la totalité des espèces d'oiseaux recensées en Grande-Bretagne

(courbe abondance/diversité). Ces résultats, qui incluent toutes les familles d'oiseaux, des rapaces aux passereaux, suggèrent, selon Hubbell (2001) que les différences dans l'écologie des espèces sont gommées par des facteurs opérant à une échelle spatio-temporelle plus large que celle de la niche. Cependant, des conjectures de la théorie ne coïncident pas vraiment avec les données empiriques. Par exemple, le taux de spéciation nécessaire pour expliquer la diversité des métacommunautés paraît trop élevé sous le régime de la neutralité. Dans la même veine, pour des communautés abondantes, l'extinction des espèces les plus communes sous l'effet de la dérive écologique (un individu a la même probabilité de donner naissance à un nouvel individu ou de mourir) demande une période considérable (de l'ordre d'une ère géologique). Or, la paléontologie nous apprend que la plupart des espèces, même abondantes, ont une durée de vie qui ne dépasse guère quelques millions d'années (Nee & Stone, 2009). La coexistence « neutre » repose sur une équivalence supposée des espèces à l'intérieur d'une communauté plus ou moins large. L'ubiquité des trade-offs présents chez les espèces a un effet égalisateur et leur fitness s'équilibre dans le temps et l'espace. À petite échelle, des mécanismes relevant de la théorie de la niche et permettant la coexistence peuvent être identifiés (Chesson, 2000). À l'échelle locale, quelques rares espèces apparaissent surabondantes et persistantes, monopolisant les ressources (e. g. Magurran & Henderson, 2003). Mais cela ne se vérifie pas de façon générale, il suffit d'évoquer des exemples tels que les **Fynbos Sud-Africain** et la richesse bathyale. Les trade-offs les plus étudiés concernent l'histoire de vie des organismes, notamment celui entre reproduction et survie. Les animaux de grande taille consacrent plus d'énergie à la survie, notamment chez les mammifères (**stratégie K**, vivre lentement – survivre longtemps). L'ensemble des trade-offs possibles pour ces conditions de l'histoire de vie s'aligne sur un axe fertilité-survie et l'ensemble des potentialités, autrement dit des espèces, est certainement considérable. De plus, les distinctions de fitness entre les espèces s'effacent puisque cette suite de trade-offs recouvre un ajustement entre la fécondité et la survie (les deux composantes de la fitness) qui s'opère selon **un jeu à somme nulle** pour chaque espèce : lorsque l'un des composants de la fitness diminue, l'autre augmente (e. g. Hamilton et al., 2011 ; Promislow & Harvey, 1990 ; Sibly et al., 2014). L'invariance de la fitness résultant des trade-offs n'est pas vraiment un argument nouveau puisqu'il a déjà été formulé par Richard Levins (1968) dans son livre devenu classique, *Evolution in Changing Environments*.

L'effet égalisateur des trade-offs peut ne pas se manifester à petite échelle mais il prend toute son importance dans l'espace et dans le temps, avec l'intervention des migrations et des perturbations du milieu dans le cadre des

métacommunautés. Ainsi, beaucoup d'auteurs (e. g. Alonso & McKane, 2004) encouragent une synthèse réconciliant neutralité et niche écologique dans une approche vers une théorie unifiée de la biodiversité. Disons que cet objectif nous semble assez lointain.

9. 5 « Dynamique énergétique et évolution de la biodiversité »

9. 5. 1 La notion d'entropie

Durant le dix-huitième siècle, une notion qui nous est plus ou moins familière a été considérée lors de sa découverte comme une extraordinaire unification : le mouvement des objets et la chaleur des objets sont reconnus comme une même entité appelée énergie et une science dédiée à cette discipline va naître avec notamment la notion d'entropie. Nous avons déjà un aperçu de cette idée avec la parabole du réfrigérateur (voir 5. 1. 4) mais je préfère la reprendre ici, avec une autre analogie due à Harte (2011).

Un flux d'énergie peut être réversible ou irréversible. Imaginez une balle parfaitement élastique, qui tombe dans un espace vide, sans friction interne, d'une certaine hauteur jusqu'à une surface dure. La balle tombe, rebondit, revient à une hauteur maximale et tombe à nouveau. Le mouvement se poursuit inchangé, indéfiniment car il n'y a pas de friction dans ce mouvement idéal. Le mouvement ne génère aucun échange de chaleur car il n'y a aucune friction entre la balle et le vide ou la surface dure. Bien que la vitesse de la balle change à chaque instant, son énergie totale ne varie pas.

Considérons la formule définissant un changement dans l'entropie (S) en termes de changement dans la quantité de chaleur (Q), ceci à la température (T).

$\Delta S = \Delta Q/T$

Dans le cas de cette balle, aucune chaleur n'est produite, le numérateur est égal à zéro, il n'y a donc pas de changement d'entropie. En général, dans un processus réversible, l'entropie reste constante. Maintenant imaginons que la balle soit une boule d'argile humide. Lorsqu'elle heurte le sol, elle ne rebondit pas. De la chaleur est produite, elle correspond à l'énergie cinétique que possède la balle quand elle arrive au sol. Comme de la chaleur est produite, $\Delta Q > 0$, de l'entropie est produite et le processus n'est plus réversible. La chaleur produite, même si elle pouvait être conservée pour chauffer la boule d'argile ne pourra jamais inverser le trajet de cette boule. Il est possible de convertir le mouvement en chaleur, conserver l'énergie calorifique mais il est impossible de convertir une unité d'énergie calorifique en une unité d'énergie cinétique sans qu'une impulsion extérieure intervienne, nécessitant un surcroît d'énergie. Si le système est ouvert au milieu extérieur, des possibilités

d'ajouter de l'énergie existent, le système peut changer et si suffisamment d'énergie est disponible pour être injectée dans le système, beaucoup de choses sont possibles, y compris l'apparition de la vie.

Un processus irréversible produit de l'entropie et l'entropie globale incluant celle du système et celle du milieu extérieur augmente fatalement. Or l'idée d'entropie est associée à celle de désordre que l'on retrouve dans certaines définitions de l'entropie : une mesure de l'incapacité pour un système énergétique de produire un travail, le système étant dans un état de désordre, plus grande est l'entropie plus grand est le désordre (Oxford dictionary of Science, 2005). L'apparition de la vie et la complexification des structures n'ont pu se réaliser qu'à travers un apport extérieur d'énergie, le rayonnement solaire moteur de la photosynthèse par exemple. Le résultat est une augmentation générale de l'entropie terrestre, donc du désordre mais l'effet des apports extérieurs est suffisant pour stabiliser l'ensemble. Jusqu'à quand ?

9. 5. 2 Pourquoi le monde est-il vert ?

Cette simple question est posée par Hairston et al. (1960) dans le but de rappeler la dépendance des animaux, des hommes ou des champignons (**hétérotrophes**) qui ne seraient pas sur cette terre sans la production de matière organique à partir de composés inorganiques, assurée en premier lieu par les plantes vertes (**autotrophes**). Chaque organisme, autotrophe ou hétérotrophe, a besoin d'énergie qu'il utilise pour sa croissance, sa survie et sa reproduction. Dans ces conditions, la plus grande part de la nourriture, lipides, glucides et protéines vient directement ou indirectement de la photosynthèse. Ce processus utilise une partie du spectre des radiations solaires et permet la fixation du carbone à partir de composés non organiques. Pour la plupart des plantes, la source de carbone inorganique est le dioxyde de carbone atmosphérique. Pour certaines mousses et le phytoplancton, il s'agit de l'ion bicarbonate (HCO_3–) qui forme près de 90 % du carbone inorganique dissous dans l'eau. La biosphère dans son ensemble ne capte que 0,1 % de l'énergie arrivant sur terre sous forme de radiations. La question « Pourquoi le monde est-il vert ? » est-elle aussi naïve qu'elle le semble ? Le problème est que les plantes produisent une biomasse très largement suffisante pour leur propre entretien et aussi pour celui du monde hétérotrophe. Dès lors comment la compétition pour les ressources peut-elle s'installer ? Vermeij (2004 b) explique que cette compétition ne s'exerce pas au niveau global mais au niveau local où des tensions sur l'apport énergétique peuvent apparaître. L'organisation du paysage en métacommunautés, permettant le passage des

organismes entre diverses communautés locales abritant des conditions diverses relativise cet argument.

Le sujet de l'article de Hairston et al. (1960), voir aussi Oksanen et al. (1981), s'adresse aux interactions possibles entre les différents niveaux du réseau trophique ou plus simplement entre les membres d'une chaîne alimentaire. À la base, les producteurs (ici les végétaux), viennent ensuite les herbivores puis les carnivores et éventuellement les super-carnivores. L'énergie circule du bas vers le haut (**bottom-up effect**), et il y a une déperdition souvent importante de l'énergie lorsqu'elle passe d'un niveau à un autre (Lindeman, 1942). Cependant, Hairston et al. suggèrent que la diversité du niveau inférieur (les végétaux) est maintenue en premier lieu par des effets venant du niveau supérieur, celui des prédateurs (**top-down effect**). Suivant cette proposition, la prédation exercée par les carnivores sur les herbivores diminue suffisamment les effectifs de ces derniers pour que ceux-ci n'exercent qu'une faible prédation sur le monde végétal, réponse à la question « Pouquoi le monde est-il vert ? » Cette théorie à l'intérêt de pointer l'importance des échanges entre les niveaux de la biosphère. Mais est-elle vérifiée dans la nature ? L'observation de la biomasse dans de nombreux niveaux trophiques montre que la diversité augmente dans tous les niveaux, les producteurs (végétaux), les herbivores et les carnivores, si la productivité du milieu augmente. L'accroissement de la productivité dans le niveau trophique à la base du réseau alimentaire (bottom level) se manifeste par une augmentation de la diversité dans ce niveau, elle diffuse dans les autres niveaux, la diversité des herbivores et des prédateurs augmente également (Mittelbach & McGill, 2019), ce qui semble minimiser l'effet « top-down ».

Pourtant, une confirmation expérimentale des idées de Hairston et al. vient des travaux de Paine (1966) sur les chaînes alimentaires des **milieux marins intertidaux**. L'article fondateur (Paine, 1966) « *Food web complexity and species diversity* » est certainement l'un des plus cités (près de 3000 citations) dans la littérature écologique et il a eu une influence profonde et durable sur l'étude des communautés biologiques. Paine réalise une expérience à Mukkaw Bay, située le long des côtes de l'état de Washington, au bord du Pacifique. La zone intertidale abrite de nombreux invertébrés herbivores, moules, balanes, patelles, chitons, par exemple. Tous sont la proie d'une étoile de mer, *Pisaster ochraceus*. Paine retire cette étoile de mer sur des surfaces limitées de la zone intertidale, alors que d'autres surfaces proches ne sont pas perturbées et servent de témoin. L'objectif est de voir les conséquences possibles du rejet du prédateur sur la communauté. Paine note que la diversité spécifique du milieu est nettement réduite en l'absence de prédateur dominant : de 15 espèces avant l'expérience, il ne reste que 8 espèces deux années après

l'exclusion de *Pisaster*. Le nombre d'espèces ne varie pas dans les zones témoin. La structure des communautés se trouve profondément modifiée, en l'absence du super-prédateur *Pisaster*, deux espèces herbivores, les moules et les barnacles, monopolisent les surfaces rocheuses intertidales et ne permettent plus l'implantation d'autres herbivores. La diversité biologique chute après l'élimination du super-prédateur, ce qui montre de façon indéniable l'importance des effets top-down dans une communauté. La prédation par les étoiles de mer réduit l'emprise des moules et des barnacles sur les surfaces qui deviennent disponibles pour accueillir d'autres espèces. Paine propose alors la notion d'espèces clé de voûte (keystone species), telle *Pisaster*, qui ont une influence majeure dans les équilibres écologiques stabilisant les communautés.

Un cas emblématique de cascade trophique a pour cadre les forêts marines d'algues brunes (kelp) des côtes du Pacifique Nord-Américain. Les loutres marines (sea otters, *Enhydra lutris*) étaient très abondantes dans ce milieu avant que les trappeurs européens arrivent dans la région et exterminent les loutres pour leur fourrure, les amenant au bord de l'extinction. Une loi votée en 1911 protège les loutres qui commencent à repeupler leur milieu, notamment certaines îles de l'archipel Aléoutien. Jim Estes et ses collègues comparent la diversité biologique d'îles repeuplées par les loutres à celle d'îles qui ne le sont pas (Estes & Duggins, 1995). Ils constatent que les îles où les loutres sont revenues ont une faible population d'herbivores, oursins notamment, proies pour les loutres, alors que les forêts marines d'algues brunes prospèrent. Pendant ce temps, près des îles d'où les loutres sont absentes, les oursins herbivores se propagent et empêchent le développement des algues. Ainsi l'existence des forêts d'algues et de leurs commensaux, poissons et invertébrés, tient à la présence des loutres, exemple remarquable de l'effet top-down. Mais un autre super-prédateur et pas des moindres, l'orque va faire son entrée dans ce milieu. À partir des années 1990, les loutres sont à nouveau en déclin, les oursins prospèrent et les forêts d'algues s'étiolent à nouveau. Que se passe-t-il ? Il apparaît que les orques ont changé leur régime alimentaire, tourné principalement vers les baleines. Le déclin de leurs populations causé par la chasse industrielle des baleines oblige les orques à se rabattre sur d'autres proies, moins impressionnantes mais plus nombreuses, telles les loutres. La chaîne alimentaire s'est enrichie d'un niveau, remettant en cause les équilibres anciens, ceci étant dû, très vraisemblablement, à l'action humaine.

Comme il est de règle en biologie, d'autres études vont préciser ou modifier ces résultats. Ainsi, des chercheurs inspirés par Paine ont étudié les **épifaunes**, souvent de petite taille, vivant près des moules, des barnacles ou

des algues qui leur fournissent un habitat riche en matière organique (e. g. Seed & Suchanek, 1992 ; Lafferty & Suchanek, 2016). Sur l'île de Tatoosh island (état de Washington), en présence de *Pisaster*, cette faune intertidale comporte près de 45 espèces. À la grande surprise des biologistes, si *Pisaster* est écarté, de nombreux herbivores disparaissent et laissent la place aux moules et aux barnacles comme attendu mais la faune intertidale (épifaune) vivant dans les restes organiques sous les moules augmente jusqu'à près de 300 espèces. Ainsi de nombreux circuits, quelquefois opposés, s'établissent entre les niveaux du réseau alimentaire, la taille des protagonistes, leur disponibilité, leur volatilité jouent un rôle crucial dans les communautés biologiques. Comprendre ces structures et leurs variations dans l'organisation des communautés reste une tâche ardue et si des lois existent qui les régissent, elles restent à découvrir, à l'exception de la circulation et de la dissipation de l'énergie.

9. 5. 3 Organisation et dépense énergétique

Au cours, de l'évolution, la tendance à la complexification des organismes, avec pour corollaire facultatif une augmentation de la taille, s'accompagne forcément d'une augmentation des besoins énergétiques individuels et d'une augmentation de l'entropie du système. Il est d'ailleurs assez significatif que, parmi les derniers grands groupes d'animaux apparus dans l'histoire de la vie, les oiseaux et les mammifères soient des formes dites à sang chaud ou **homéothermes**. Chez ces animaux, quelles que soient les conditions extérieures (entre certaines limites bien entendu), leur température reste constante donc indépendante du milieu. Ceci leur permet d'évoluer dans de nombreux environnements mais au prix d'une forte dépense énergétique. Les plus grands mammifères terrestres actuels, les éléphants ou anciens, les mammouths, tous appartenant à la famille des Proboscidiens, semblent d'ailleurs avoir atteint une limite de taille imposée par l'acquisition des ressources et le maintien du métabolisme énergétique. Il faut à l'éléphant adulte, en moyenne, près de 200 Kg de nourriture par jour et il passe le plus clair de son temps (16 à 20 heures) à la chercher. Le fossile *Paraceratherium* (encore appelé *Baluchitherium* ou *Indricotherium*), appartenant à la famille des rhinocéros, a été découvert dans l'Oligocène du Pakistan, il est considéré comme le plus grand mammifère terrestre connu. La longueur estimée du corps serait de 8 m, ce qui reste discuté car on ne dispose d'aucun fossile complet. On pense que son poids ne dépassait pas celui du mammouth des steppes (~ 20 tonnes). Plus l'individu est grand, plus il doit acquérir d'énergie pour assurer son métabolisme et cette contrainte est démultipliée chez les homéothermes. À partir d'une certaine taille, l'équilibre acquisition/dépense

d'énergie devient précaire, il ne peut plus être assuré et c'est certainement à ce niveau que se situe la limitation des tailles.

À cet instant, une idée viendra certainement effleurer le lecteur. Que faire des dinosaures ? Ces animaux ont dominé les écosystèmes terrestres de l'ère secondaire, pour reprendre une expression souvent entendue. La taille des plus grands d'entre eux, herbivores ou carnivores, dépasse largement celle des plus grands mammifères terrestres. Certains paléontologistes, considérant la place prépondérante occupée par les dinosaures dans l'économie de la nature durant le Jurassique et le Crétacé, affirment qu'ils étaient homéothermes, comme les mammifères. Le seul fait que les dinosaures les plus grands (e. g. *Argentinosaurus*, *Diplodocus*) aient pu atteindre le double, voire le triple de la taille des plus grands mammifères laisse perplexe au sujet de cette théorie. Cependant, nous laisserons cette discussion à des spécialistes bien mieux informés sur le sujet (e. g. Buffetaut, 1994 ; Lecuyer et al., 2018).

Revenons à la diversification des métazoaires et aux problèmes rencontrés pour acquérir leur substrat énergétique, dans ce cas la matière organique et l'oxygène, moteurs du métabolisme. Chez les premiers métazoaires de taille décimétrique, la faune d'Ediacara qui prospère près de la limite Précambrien/Cambrien, la morphologie extérieure est destinée à offrir une surface de contact maximale entre le milieu marin et l'organisme édiacarien (e. g. *Charnia*). Les échanges entre les deux milieux sont donc optimisés et la diffusion des nutriments et de l'oxygène vers le milieu intérieur facilité. Le rapport surface/volume est important, il existe certainement une cavité interne logée entre deux feuillets cellulaires mais il n'existe pas de feuillet intermédiaire (ou mésoderme). Pourtant, cette organisation qui devait être particulièrement efficiente du point de vue énergétique ne dure pas ou devient accessoire. L'apparition des premiers Bilateria un peu avant le Cambrien, puis l'explosion cambrienne, qui voit la naissance soudaine d'un nombre impressionnant d'embranchements du règne animal signifient aussi la fin de l'expérience édiacarienne. La raison probable peut être liée à l'arrivée des premiers Bilateria prédateurs. Les processus de diffusion répartis sur une grande surface extérieure ne sont plus viables et, étonnamment, ils vont migrer vers le milieu intérieur de l'individu et former les organes respiratoires et digestifs, au moins chez la plupart des métazoaires. Le rapport surface/volume décline, les Bilateria développent un vaste milieu intérieur où se logent les organes déjà cités et d'autres issus d'un troisième feuillet, le mésoderme qui, par exemple, est à l'origine du système circulatoire. Évidemment, l'organisation et l'entretien de cette structure complexe augmentent la demande énergétique. Richard Bambach (1993) résume cette transformation comme l'opposition entre individus plats ou gras (flat not fat).

Le paradoxe de la complexité peut alors s'écrire ainsi : la complexité demande un apport de plus en plus important d'énergie mais le fait d'être complexe rend cet apport de plus en plus difficile à maintenir car les possibilités de diffusion directes à partir du milieu extérieur s'amenuisent et finissent par disparaître en même temps que l'organisme devient plus complexe. Cette situation paraît sans issue, pourtant, en biologie, elle ne l'est pas, la biologie n'est pas l'économie. Dans le système économique, l'énergie est dirigée vers la production de biens à moindre coût, dans le système biologique l'énergie est dirigée vers la reproduction et la survie des individus.

9. 5. 4 Le contrôle des ressources

Selon Vermeij (2004 b) l'aptitude à stocker les ressources est une tendance majeure dans le développement des métazoaires, des Bilateria en particulier qui possèdent un large espace intérieur. Le premier moyen de stockage de l'énergie passe par l'ATP (adénosine triphosphate), molécule présente depuis l'origine de la vie. En conservant des matériaux capables de participer à la construction de nouveaux tissus ou à la production de descendants, les organismes s'assurent pour une survie plus longue et éventuellement pour de futurs épisodes de reproduction. Par exemple, les oiseaux migrateurs et les baleines peuvent accumuler des graisses pour effectuer leurs migrations. Certains animaux tels que l'écureuil s'affranchissent de la contrainte corporelle en établissant des provisions cachées dans le sol. Les insectes sociaux ne sont pas en reste, abeilles, fourmis et autres termites échafaudent de véritables sociétés laborieuses, dans le but d'accumuler le plus de ressources possible pour, comme nous le dit le fabuliste, passer l'hiver lorsque la bise fut venue.

À ce propos, la division du travail entre une abeille femelle fertile, la reine et des ouvrières stériles a toujours fasciné les biologistes et le public en général. Le fait que la plupart des individus composant la colonie soient stériles semble défier une des lois intangibles de l'évolution, la nécessité de se reproduire. Ce comportement des ouvrières, qui renoncent à enfanter pour épauler les autres membres de la colonie est désigné comme altruiste. Bien sûr, il détonne avec la théorie darwinienne qui promeut la compétition à tous les niveaux. Une explication est proposée à l'altruisme par Hamilton (1963), voir un résumé in Mayhew (2006) : Hamilton prédit qu'un gène soutenant l'altruisme sera favorisé dans les conditions suivantes : quand **br > c**, sachant que **b** désigne le gain en fitness dont bénéficie le receveur de l'altruisme, **c** désigne le coût de l'altruisme pour celui qui le procure et **r** le coefficient de parenté, qui mesure la probabilité qu'un gène présent chez l'altruiste soit aussi

présent chez celui qui en bénéficie. Ceci veut dire que plus les individus sont proches génétiquement, plus ils sont susceptibles de développer des comportements altruistes entre eux. Or la structure génétique particulière des abeilles favorise l'altruisme, tout au moins en première approche. Explication plutôt convaincante mais est-elle réellement fondée ? À vrai dire, elle a perdu beaucoup de sa pertinence quand il est apparu que les reines étaient fécondées par de nombreux mâles. Le sperme de chacun d'eux est utilisé pour féconder les ovules de la reine qui donneront naissance aux ouvrières. La diversité génétique des ouvrières est donc beaucoup plus importante que celle qui était anticipée dans la théorie. D'autre part, la valeur explicative de la règle d'Hamilton est maintenant contestée (Nowak et al., 2017). Une autre explication, liée à une optimisation dans l'économie de la ruche peut être avancée : la division du travail entre reproduction/accumulation des ressources, effective chez des insectes sociaux comme les abeilles est certainement un moyen très efficace d'accumuler l'énergie. Cette division, née aussi dans l'imagination d'auteurs de dystopies sociales comme le livre de George Orwell, 1984 ou les films des frères Wachowski, aurait pu se mettre en place en tant qu'adaptation au stockage des ressources, l'action de la sélection passant de l'individu abeille vers la collectivité de la ruche. Dans cette optique, il est aussi possible de revenir aux premiers stades de la pluricellularité, telle qu'illustrée par l'algue Volvox (voir 5. 4. 1). Il est intéressant de remarquer que l'assemblée des cellules de Volvox dans la forme pluricellulaire délimite une sphère et donc un milieu intérieur indépendant de celui propre aux cellules. Je suggère qu'une des clés dans l'établissement de la pluricellularité réside dans la réalisation de ce milieu intérieur, certainement capable de stocker des ressources indispensables au maintien d'une entité de plus en plus gourmande en énergie.

Les ressources n'ont parfois rien à voir avec l'énergie. Le Bernard l'Hermite (Pagure, *Pagurus bernhardus*) est un crustacé qui fréquente la zone sublittorale, il doit protéger son abdomen dépourvu de carapace dans une coquille vide trouvée dans son milieu. Durant les mues la taille du Bernard l'Hermite augmente et la coquille protectrice peut se trouver trop petite, l'animal n'a plus alors qu'à en chercher une plus grande. C'est à ce moment que les ennuis commencent car les coquilles vides ne sont pas légion et représentent un article très recherché. Pourtant le Bernard l'Hermite n'est pas aussi dépourvu que l'on pourrait l'imaginer. Certains prédateurs marins se nourrissent de gastéropodes, animaux munis de coquilles qui conviennent aux Bernard l'Hermite mais beaucoup de ces prédateurs brisent les coquilles durant leur alimentation. Cependant, d'autres laissent les coquilles intactes et, aussi curieux que cela puisse paraître, certains Bernard l'Hermite

reconnaissent ces prédateurs, garde un œil sur eux et sont donc en position favorable lorsque l'un d'eux abandonne une coquille intacte.

9. 6 « Variations de la biodiversité dans l'espace et dans le temps »

Une idée souvent admise en écologie est que les ressources disponibles dans un milieu, telles que la lumière, l'eau, les nutriments, l'oxygène, ne peuvent supporter qu'une quantité limitée de biodiversité. Les modèles explorant ces limitations peuvent se construire à partir du taux de croissance, de la quantité de biomasse produite ou du taux de métabolisme et d'utilisation de l'énergie (Harte, 2011). Dans une perspective connexe, la relation positive entre la richesse spécifique (le nombre d'espèces) et la disponibilité de l'énergie reste un paradigme incontournable en biogéographie (Brown, 1981 ; Wright, 1983 ; Wright et al., 1993). Plus précisément, la disponibilité de l'énergie signifie le taux auquel les ressources sont produites, c'est-à-dire le taux de conversion des radiations solaires en composés du carbone créés par la photosynthèse. Cette relation et celles entre le climat et les variations de la richesse spécifique ont reçu de nombreux supports empiriques ou théoriques (Allen et al., 2002 ; Rosenzweig, 1995). Dans un article maintes fois cité, Wright (1983) propose que la richesse spécifique soit liée au montant d'énergie disponible sur un territoire.

9. 6. 1 Gradients de diversité

Nous avons déjà noté le gradient de diversité des oiseaux sur un **transect** allant des basses plaines (300 m) jusqu'au sommet des Andes péruviennes (4000 m), voir Pigot et al., 2016, ainsi que celui qui existe, dans le domaine océanique, entre la zone **bathyale** et les plaines **abyssales** (Rex et al., 2005). Ces gradients peuvent être rapportés à des différences dans la disponibilité de l'énergie, énergie thermique dans le cas des sommets Andins, apport de carbone pour les fonds océaniques. Une des principales raisons en faveur de cette théorie reste le gradient latitudinal de biodiversité, allant des pôles jusqu'à l'équateur. La richesse spécifique augmente des pôles aux tropiques pour une grande variété d'organismes terrestres et marins (Pianka, 1966 ; Hillebrand, 2004 ; Mittelbach et al., 2007 ; Mittelbach & McGill, 2019). L'argument est le suivant : l'énergie solaire est plus abondante dans les basses latitudes, la photosynthèse y est plus importante donc la productivité primaire est maximale. Celle-ci entretient un nombre élevé d'individus ce qui, au final, se traduit par un nombre élevé d'espèces. Quel processus permet de passer d'un nombre important d'individus vers plus d'espèces ? Une idée

couramment admise suggère que le taux d'extinction des espèces est plus faible près de l'équateur car les populations pour chaque espèce y sont plus nombreuses, donc relativement préservées. Les critiques n'ont pas épargné cette hypothèse. Une première observation fait intervenir l'abondance relative en individus de l'ensemble des espèces dans une région. Cette répartition suit un modèle presque uniforme, qui est peut-être un des plus constants dans la biosphère : il y a peu d'espèces riches en individus alors que les espèces rares sont les plus fréquentes, ceci quelle que soit la dimension géographique. Il y a évidemment un problème avec l'hypothèse de la réduction du taux d'extinction mais elle peut garder une partie de sa pertinence si l'on considère qu'il y a plus d'espèces riches en individus sous les tropiques que dans les hautes latitudes. Une explication liée à la dynamique de la spéciation pourrait aussi intervenir. Si une certitude se dégage à la suite de l'étude des modalités de la spéciation, c'est l'importance de l'isolement géographique des populations. À l'évidence, les régions équatoriales sont très riches en espèces rares et dont la distribution géographique est limitée. Ceci est tellement vrai que bon nombre de ces espèces nous sont toujours inconnues. Ces circonstances sont certainement favorables à l'isolement géographique de petites populations. Dans des aires géographiques à haute productivité, les variations de productivité sont elles aussi importantes, c'est une donnée statistique incontournable. Il y a donc certainement des périodes d'extension et de contraction de l'aire de répartition des espèces, processus très favorable à l'isolement géographique et à la spéciation.

Sans entrer dans le détail, il est clair que d'autres hypothèses doivent être examinées. Par exemple celle de l'aire géographique disponible, défendue notamment par Michael Rosenzweig (1995) dans *Species diversity in space and time*, la surface habitable dont dispose la biodiversité est évidemment plus importante au niveau de l'équateur que près des pôles. Il en est de même pour le gradient d'altitude, les surfaces offertes par les basses plaines sont beaucoup plus étendues que celles situées à haute altitude. Huston (1994) développe une autre vision : les basses latitudes, riches en individus et en espèces, sont le théâtre de nombreuses interactions, positives ou négatives, qui ouvrent de nouvelles opportunités favorisant l'émergence de nouvelles espèces, adaptées précisément aux circonstances écologiques. Ainsi, dans son livre *Biological diversity. The coexistence of species on changing landscapes* Huston (1994 : 556) écrit : « La grande diversité des animaux dans les tropiques peut être attribuée à la grande diversité des plantes et à la faible saisonnalité qui assurent une productivité importante des plantes tout au long de l'année, ce qui garantit le maintien des populations animales. » Ceci nous renvoie à la conception Darwinienne de la niche, le problème, récurrent, étant

que la diversification dépend de la présence préalable de la diversité.

Il est maintenant clair que les variations de la biodiversité ne relèvent pas d'une seule explication, ainsi que l'ensemble des processus écologiques, les conditions locales imposent des contraintes et aussi offrent des opportunités souvent uniques. Mais il est tout aussi clair que les connexions établies entre des métapopulations plus ou moins éloignées jouent un rôle déterminant ainsi que la disponibilité de l'énergie (e. g. Harte, 2011).

9. 6. 2 Diversité et histoire de la vie

L'histoire de la vie confirme l'importance de l'énergie dans l'évolution. Les premières étapes, la formation des molécules organiques, sont liées à des réactions **exergoniques** (fournissant une forme de travail en se réalisant, voir 5. 1. 3). Le métabolisme des premières formes vivantes s'organise autour de molécules capables de stocker et de délivrer de l'énergie, l'ATP et le cycle de Krebs et cela ne changera plus beaucoup durant près de 3 milliards d'années d'évolution.

La Grande oxydation. La concentration en oxygène de l'atmosphère (~21 % actuellement) est déterminée par deux processus biologiques, la photosynthèse et la respiration qui procurent l'énergie à la plus grande partie des organismes actuels. Il n'en a pas toujours été ainsi. Les premiers êtres vivants apparaissent et prospèrent dans un monde sans oxygène libre (O_2 non lié à d'autres molécules). Bien que des procaryotes capables de photosynthèse, comme les cyanobactéries, produisent du dioxygène depuis longtemps (l'Archéen), leur effet sur la composition de l'atmosphère demeurera presque inexistant durant une longue période. L'oxygène produit réagit avec des minéraux, il est séquestré dans la croûte terrestre notamment dans des formations ferrifères rubanées. La production d'oxygène débute dès 3,5 milliards d'années et durant près d'un milliard d'années, l'oxygène dégagé est introduit dans des puits à oxygène, essentiellement par oxydation de substances réductrices présentes dans le milieu marin (fer, matière organique) ou terrestre (méthane atmosphérique). Avec le temps, ces milieux deviennent moins réducteurs et l'oxygène commence à s'accumuler dans l'atmosphère, provoquant un événement majeur appelé Grande Oxydation, il y a ~2,4 milliards d'années. Ensuite, des algues eucaryotes commencent aussi à produire de l'oxygène, le taux d'oxygène continue à s'élever graduellement puis de façon plus marquée près de la limite Précambrien-Cambrien. Un maximum de 35 % d'oxygène dans l'atmosphère est enregistré à la fin du Carbonifère.

Quels ont été les effets sur la vie ? Le développement des premières faunes

de l'Édiacarien et l'explosion cambrienne sont souvent associés à l'augmentation de la quantité d'oxygène dans le milieu ainsi que l'apparition d'insectes et d'amphibiens géants durant le Carbonifère. Il est vrai que la quantité d'ATP produite à partir de glucose ou d'acides aminés augmente en présence d'oxygène. Mais il est aussi intéressant de regarder ce qui se passe lorsque l'oxygène commence à s'accumuler dans l'atmosphère, autrement dit au moment de la Grande Oxydation, il y a ~ 2,4 milliards d'années. L'oxygène, notamment sous forme de radicaux hydroxyles, (HO) réagit avec des composés organiques qu'il peut altérer et détruire, causant des dommages irréparables aux cellules. L'oxygène est donc hautement toxique pour la vie et les organismes qui vivent dans un milieu où l'oxygène est présent. Ils possèdent un système de détoxification qui décompose l'oxygène libre, souvent à l'aide d'ions métalliques tels que le zinc ou le cuivre. L'émergence de l'oxygène avec la Grande Oxydation mène à l'extinction massive de tous les organismes dépourvus de mécanismes de détoxification et ils sont les plus nombreux. D'autre part, les milieux **anoxiques** (sans oxygène) offrent un refuge aux formes **anaérobies**. À partir de ce moment, les formes unicellulaires ou pluricellulaires utilisant l'oxygène pour leur respiration seront équipées de ces mécanismes.

Mais là encore, ce qui paraît simple ne l'est pas vraiment. Après la Grande Oxydation beaucoup d'organismes vont se tourner vers l'O_2 pour produire leur énergie grâce à la respiration. Les chiffres semblent parler d'eux-mêmes : comparée à des voies du métabolisme n'utilisant pas l'oxygène libre, telle que la fermentation, la voie respiratoire produit au moins dix fois plus d'ATP. Cependant, ce qui peut être considéré comme un sérieux avantage est affecté par de sévères restrictions. La fermentation produit l'ATP plus vite que la respiration (Pfeiffer et al., 2001). Les mécanismes de détoxification de l'oxygène sont aussi gourmands en énergie. Zimorski et al. (2019) constatent que la fourniture d'énergie via la respiration procure un avantage avec six fois plus d'ATP produit par rapport à des processus sans O_2 chez les mammifères, ceci compte tenu de la vitesse de réaction. Mais il existe une autre relation, souvent oubliée, entre l'oxygène et l'énergie cellulaire. La synthèse des constituants de la cellule (acides aminés, lipides, bases) à partir du glucose et de l'ammonium, en présence d'oxygène, demande 13 fois plus d'énergie par cellule qu'en l'absence d'oxygène (voir explications in Zimorski et al. 2019). En résumé, la vie en présence d'oxygène est deux fois plus coûteuse qu'en l'absence d'oxygène, autrement dit le métabolisme énergétique des organismes anaérobies, toutes variables considérées, est plus efficace que celui des organismes utilisant la respiration. Selon Lynch & Marinov (2017), la présumée supériorité énergétique des eucaryotes n'est pas vérifiée, les

eucaryotes n'ont pas amené les procaryotes vers l'extinction, ceux-ci dominent les eucaryotes en nombre et en masse et ils détiennent pratiquement toute la diversité du métabolisme.

Il n'est pas contestable que les eucaryotes ont gagné en diversité et en complexité au cours des temps géologiques. Si l'oxygène a joué un rôle dans ce processus, ce n'est pas grâce à un quelconque avantage énergétique qu'il pourrait procurer aux eucaryotes. Au contraire, il y a un net avantage énergétique avec un métabolisme n'utilisant pas l'oxygène comme cela vient d'être vu. Ces constatations amènent forcément à revoir le type de questions posées à propos de la diversification des eucaryotes en présence d'oxygène. Selon de nombreux auteurs (e. g. Cohen & Macdonald, 2015), les effets de l'oxygène sur les eucaryotes sont à rechercher dans la disponibilité de nombreux éléments et nutriments. Par exemple, les eucaryotes dépendent du Zn (zinc) pour les fonctions de nombreuses protéines et Zn est moins disponible dans un milieu pauvre en oxygène (Saito et al., 2003). Ainsi, l'accroissement du taux d'oxygène dans l'atmosphère du Protérozoïque aurait ouvert aux eucaryotes un accès à de nouvelles molécules biologiques.

Expansion de la biodiversité ? Au fil des innovations qui jalonnent et déterminent l'histoire de la biosphère, les entités anciennes ne disparaissent pas dans la plupart des cas (e. g. arrivée des eucaryotes) et ne sont pas remplacées par les nouveaux venus. Au contraire, elles continuent souvent à jouer un rôle crucial dans la biosphère, telles les communautés de microbes qui colonisent les métazoaires. Logiquement, ceci induit un accroissement de la biodiversité au cours des temps géologiques. Beaucoup d'observations supportent cette vision de l'évolution, j'en examinerai quelques-unes. Une des premières analyses vient d'une publication de Bambach (1977) qui dénombre les espèces de fossiles animaux présentes dans des habitats similaires (des fonds marins sableux et boueux) au cours du temps. Le nombre moyen d'espèces dans des assemblages fossiles du Cambrien d'Amérique du Nord (- 543~505 Ma) est de 17,5. Il atteint 25 durant l'Ordovicien et 34,5 dans la période suivante, le Silurien. Ensuite, la biodiversité ne change pas sensiblement, si l'on excepte des fluctuations dues aux extinctions, jusqu'au début du Tertiaire (- 65 Ma). Cette période voit une augmentation considérable du nombre moyen d'espèces qui atteint 60 au Miocène.

Les courbes de la biodiversité. Les résultats précédents préfigurent la célèbre courbe de biodiversité des métazoaires invertébrés marins, établie par Jack Sepkoski (1997). Les travaux concernant la biodiversité globale reposent forcément sur des bases de données qui s'améliorent avec les découvertes des paléontologues. Les courbes reflétant la biodiversité sont donc perfectibles mais pas seulement sur le plan du volume de données. Une autre courbe

classique est proposée par Alroy et al. (2001), elle a pour ambition de corriger les biais dans l'enregistrement des fossiles. Ces biais sont importants, tels que l'effet de collecte par les paléontologues qui pourraient privilégier des zones riches en fossiles ; l'étendue variable avec le temps des plateformes continentales riches en fossiles ; la superficie des affleurements fossilifères disponibles, les strates récentes sont les mieux préservées et donc les plus nombreuses du fait de l'érosion et de la tectonique, c'est la traction vers le présent (pull of the recent). Ainsi, toutes les courbes de diversité enregistrent un double signal, celui résultant des conditions de la collecte et celui résultant des variations réelles de la biodiversité. Les courbes de diversité globale montrent une augmentation de la diversité au cours des temps géologiques, avec des variations importantes. Celles ne comportant pas de dispositifs de correction, telles les courbes de Sepkoski, montrent un accroissement ininterrompu de la biodiversité à partir de la fin du Secondaire jusqu'à la période actuelle, compte non tenu des épisodes d'extinction (Benton & Emerson, 2007). En revanche, les courbes construites sur la base du protocole de Alroy montrent une augmentation de la diversité mais clairement plus modérée, avec une tendance au plafonnement vers la période récente (Janvier, 2017).

En dehors du dénombrement des fossiles, il existe aussi d'autres témoignages, indirects, en faveur d'une augmentation de la biodiversité à travers le temps. Par exemple, Vermeij (2004 b) considère le type de nervure des feuilles et ses changements au cours des ères géologiques. Au Dévonien et au début du Carbonifère, les nervures qui conduisent l'eau, les nutriments et les produits de la photosynthèse vers ou en dehors de la feuille ont une architecture en forme de branchement ouvert. Le branchement répété des conduits couvre toute la surface de la feuille mais aucune des branches ne rejoint un autre réseau de branchement. Après l'ère Primaire la grande majorité des plantes possède un système de nervure fermé, les réseaux de branchements peuvent se rejoindre et donner une trame offrant de nombreux parcours possibles pour atteindre le même point de la feuille. Autrement dit, le système est redondant. Or la théorie stipule qu'un système ouvert est le moyen le plus efficace pour transporter des fluides. Comment expliquer son remplacement, au cours de l'évolution, par un système fermé ? Vermeij (2004 b) suggère que cette nouvelle disposition protège les plantes exposées aux agressions des herbivores. Si une feuille est endommagée, disons par un insecte herbivore, la circulation de la sève n'est pas interrompue grâce à l'organisation en réseau fermé, ce qui ne serait pas le cas dans un réseau ouvert. L'évolution des nervures peut donc s'interpréter comme une adaptation, une protection contre la présence accrue d'herbivores, d'insectes

en particulier. Plusieurs circonstances soutiennent l'hypothèse de Vermeij. L'apparition des premiers insectes daterait de – 480 Ma (Ordovicien), bien que le premier fossile reconnu comme un véritable insecte vienne du début du Dévonien, à Rhynie en Écosse (- 411 Ma). Durant le Dévonien, les insectes développent l'aptitude au vol, ils sont dotés d'ailes (**Pterygota**, un groupe **monophylétique**) et ils connaissent une radiation majeure durant le Carbonifère. C'est à cette époque que se diversifient des groupes d'insectes (**Palaeodictyoptera**) munis d'appendices buccaux capables de percer les tissus des plantes et de se nourrir de sève (Engel, 2015). D'autre part, Labandeira & Phillips (1996) constatent une recrudescence des traces de prédation sur les plantes au Pennsylvanien (fin du Carbonifère). Ainsi, l'apparition d'un système de nervures en réseau fermé correspond de façon saisissante au tempo de l'évolution des insectes herbivores. Il est tout aussi remarquable de noter que cette adaptation se conforme à un mode d'organisation qui imprègne toute la biologie, la redondance des systèmes qui permet le maintien d'une organisation complexe.

Il doit aussi être rappelé que les courbes de diversité dites globales concernent principalement les animaux marins. La diversification initiale de cette faune a eu lieu au début de l'ère primaire, durant l'Ordovicien et le Silurien principalement et, selon ces courbes, la diversité atteint un plateau au Dévonien qui sera interrompu par l'extinction massive à la fin du Permien. La diversification des organismes terrestres intervient plus tardivement, elle débute au Silurien et se déploie pendant le Dévonien, le Carbonifère et une partie du Permien. Elle n'est possible qu'à partir du moment où des végétaux se sont installés sur les continents, ceci dès le Silurien moyen. Les premiers assemblages d'animaux terrestres ont été trouvés dans des niveaux du Dévonien et il s'agit de formes carnivores ou détritivores mais les herbivores semblent absents. Cependant, le plus ancien animal terrestre actuellement reconnu, *Pneumodesmus newmani* (Selden & Read, 2008) a été trouvé dans des niveaux Silurien. C'est un Millipède (groupe des Arthropoda, Myriapoda), taxon plus connu sous le nom de mille-pattes. Si certains Myriapodes sont carnivores (e. g. les Chilopoda), d'autres comme les Diplopoda sont végétariens ou détritivores. Ici, le début d'une chaîne alimentaire s'amorce, avec des végétaux **autotrophes,** des animaux **hétérotrophes**, comprenant des formes capables de se nourrir de restes de végétaux (détritivores) et des arthropodes carnivores, autrement dit la diversification de la flore et de la faune terrestre se met en place. Au cours du Dévonien et du Carbonifère la diversité spécifique et morphologique des faunes et des flores s'amplifie. L'évolution de formes herbivores parmi les arthropodes ouvre la voie à une extension des chaînes alimentaires et de la circulation de l'énergie dans la

biosphère et donc à de nouvelles diversifications. L'apparition des premiers vertébrés terrestres à partir du Dévonien terminal ne fera qu'accentuer ces tendances (Behrensmeyer et al., 1992). Notons en passant que beaucoup d'arguments militent pour une colonisation précoce (- 3,5 Ga) du milieu terrestre par des microbes tels que les cyanobactéries (Beraldi-Campesi, 2013).

Accumulation de la biomasse. Dans un article remarqué, intitulé *Seafood through time*, Bambach (1993) réunit de nombreux arguments tendant à montrer que la biomasse et le budget énergétique des écosystèmes marins ont augmenté au cours du Phanérozoïque, entraînés par l'accroissement de la production primaire marine. Il sera suivi par de nombreux auteurs (e. g. Vermeij, 2004b ; Finnegan, 2013 ; Allmon & Martin, 2014) qui vont s'efforcer de tirer les conséquences de ce qui apparaît comme une tendance durable dans l'histoire de la vie.

Avant tout, nous allons examiner quelques-uns des arguments présentés par Bambach. 1 – La productivité globale a augmenté durant le Phanérozoïque car de nouveaux écosystèmes se sont installés sur les continents. Cet argument peut être difficilement contesté mais il n'indique pas si cette tendance s'est maintenue durant tout le phanérozoïque. 2 – La biomasse totale des organismes marins s'est accrue. L'apparition des Bilateria à la fin du Protérozoïque est un exemple évident de cette tendance, les Bilateria peuvent exploiter de nouvelles ressources enfouies dans les sédiments marins et il y a là des matériaux qui vont permettre d'augmenter la productivité des écosystèmes marins. 3 – Des animaux possédant un métabolisme élevé, capables d'utiliser plus d'énergie, apparaissent au cours de l'évolution, oiseaux et mammifères par exemple. Ces nouveaux modes de vie gourmands en énergie s'insèrent dans les écosystèmes alors que des modes de vie plus économes persistent. Cet argument a toutes les apparences de la logique mais il repose sur une présomption qui assure qu'une augmentation de la dépense énergétique chez certains animaux est forcément liée à la présence d'une quantité supérieure d'énergie dans les écosystèmes. L'hypothèse est recevable mais je pense que les preuves décisives manquent actuellement. 4 – S'il est admis que la biodiversité augmente durant le Phanérozoïque, il faut aussi admettre qu'il y a eu augmentation de la biomasse et de la productivité primaire nécessaire pour entretenir la biodiversité augmentée. Une remarque s'impose : la diversité ne signifie pas nécessairement une augmentation de la biomasse.

L'expansion de la photosynthèse sur les continents a certainement été le moteur le plus puissant de l'augmentation de la biomasse. La quantité d'énergie solaire captée par les plantes terrestres et la biomasse produite ont

induit la diversification des végétaux qui, à son tour, entretient une énorme diversité d'arthropodes et de vertébrés herbivores, eux-mêmes assurant l'existence d'innombrables carnivores ou parasites. Qui plus est, une partie des matières organiques produites est transférée vers le milieu marin par l'intermédiaire des rivières et des fleuves.

9. 7 « Conclusion »

L'augmentation de la biomasse disponible durant le Protérozoïque et le Phanérozoïque ne se discute pas, pas plus que l'augmentation de la biodiversité. Ces dispositions générales de l'évolution s'accompagnent d'un développement de la complexité des nouveaux entrants dans le système alors que les organismes plus anciens et d'organisation dite « plus simple » continuent à prospérer. Il est alors possible de considérer l'augmentation de la biodiversité comme le résultat de la marche vers la complexification des organismes. L'hypothèse n'est en rien nouvelle mais le déploiement de la biodiversité suit une trajectoire fluctuante au gré d'événements extérieurs ou propres au système, telles les innovations. Quoi qu'il en soit, la quantité d'énergie nécessaire au fonctionnement de la vie a progressé au cours des périodes géologiques, ce qui signifie que l'entropie propre au globe terrestre a elle aussi augmenté. La progression de l'entropie n'est bien sûr pas réservée au monde vivant, c'est une tendance fondamentale des systèmes physiques et chimiques. Les organismes complexes utilisent plus d'énergie que des formes simples et participent donc à l'augmentation de l'entropie. Cette loi physique peut donc être interprétée, ainsi que le suggèrent Smith & Morowitz (2016), comme une voie possible vers la complexité du monde organique.

Essai de synthèse et conclusion

Pour les biologistes intéressés par l'histoire de la vie, la synthèse moderne de l'évolution reste une référence incontournable. Le plus souvent, c'est en confrontant leurs idées et propositions avec celles développées dans la synthèse qu'ils contribuent à l'avancement des recherches. Darwin a jeté les bases de la théorie de l'évolution avec la sélection naturelle comme principal ressort. Elle peut distinguer des caractères favorables dans les populations et en augmenter la fréquence, parmi un ensemble de variations non prédéterminées.

Ces mécanismes sont toujours à l'œuvre dans les populations actuelles, un nombre considérable d'observations, d'expériences et de modélisations ont confirmé l'importance de la sélection naturelle (e. g. Endler, 1986 ; Kingsolver et al., 2001). Plus tard, la découverte des lois de l'hérédité par Mendel et celle des constituants biochimiques qui leur servent de support ont pu être agrégées dans la synthèse moderne. Un corollaire à ces thèses est exprimé ainsi par Darwin : « comme la sélection naturelle agit seulement par l'accumulation successive de faibles variations bénéfiques, elle ne peut pas produire de modifications larges et soudaines. Elle agit durant des épisodes courts et les changements constatés sont d'ampleur minime : *Natura non facit saltum*. » (Darwin, 1859 : 489). Ces processus, quelquefois appelés **microévolution**, ont été opposés à la **macroévolution** qui intervient par l'intermédiaire de transformations qui dépassent le cadre de la population, celles qui concernent les espèces et les lignées, par exemple l'origine des innovations ou les différences dans les taux de diversification. Darwin parvient à relier ces deux niveaux : il montre que les phénomènes attribués à la macroévolution trouvent leur source dans des mécanismes liés à la microévolution, en particulier les mutations, la sélection naturelle et les adaptations qui en résultent. Deux principes gouvernent ces convictions : **uniformitarisme** et **gradualisme**. Inspiré par Charles Lyell et son principe d'unité des causes en géologie « le présent est la clé du passé » (Lyell, 1830), Darwin soutient que les variations dans les populations peuvent mener aux différences qui séparent les lignées, ceci par la seule accumulation de

changements limités mais s'étendant sur des périodes considérables (Reif et al., 2000 ; Kutschera & Niklas, 2004). Il en résulte que toute évolution est de la microévolution, la macroévolution n'est qu'un niveau d'observation, pas un domaine d'explication. En d'autres termes, le temps court rejoint le temps long. Cette thèse est, à quelques exceptions près (la théorie de la spéciation selon Mayr, par exemple), celle reprise dans la synthèse moderne de l'évolution.

Mais ces vues ont toujours suscité des oppositions, plus ou moins virulentes selon l'époque, certaines ont été évoquées dans les chapitres précédents. Parmi elles, la théorie des équilibres ponctués (voir 2. 2) a bousculé la paléontologie à partir des années 1970. Elle se fonde sur l'existence de taux d'évolution dissemblables chez les fossiles, rythmés par des événements de spéciations rapides suivis par des stases, périodes durant lesquelles peu de variations sont enregistrées donc en opposition avec le gradualisme. La controverse atteint un point de non-retour lors d'un congrès sur la macroévolution tenu en 1980. Les dissensions furent telles qu'aucune publication des actes de la conférence ne suivit (Levinton & Futuyma, 1982). Plus tard, une forme de consensus s'installe, il est admis que le rythme d'évolution des taxons peut varier, ainsi que le montre l'exemple des ammonites (voir 2. 3) et que la théorie des équilibres ponctués peut s'intégrer sans changement majeur dans la synthèse moderne de l'évolution.

Les thèmes de l'épigénétique et de la synthèse évolutive étendue sont d'autres sujets de désaccord, assez proches dans leurs conceptions et qui seront réévalués plus loin.

10. 1 « La controverse entre R. Fisher et S. Wright et ses suites »

Curieusement, les idées qui forment le cadre de la synthèse moderne de l'évolution avaient déjà été mises à l'épreuve bien avant que la synthèse ne devienne le paradigme dominant en évolution. Au milieu des années 1930, Haldane, Fisher et Wright développent les bases théoriques de la génétique des populations qui a pour but d'étudier les variations génétiques et leurs conséquences sur le phénotype. C'est à ce moment que Fisher et Wright s'engagent dans une controverse suscitée par une conception radicalement différente des mécanismes de l'évolution. Selon Provine (1985 ; 1986), ce débat est « central, essentiel et de grande portée ». L'histoire montrera qu'il mérite aussi le qualificatif de persistant puisque, entre les années 1997-2000, la controverse resurgit, entre des acteurs différents, cela va de soi, mais sous des formes très similaires. Les nouveaux protagonistes se nomment Coyne, Barton et Turelli (Coyne et al., 1997 ; 2000) d'une part et Wade & Goodnight

(1998) de l'autre.

Dans son livre *The genetical theory of natural selection* Ronald Fisher (1930) se propose d'expliquer l'action de la sélection naturelle non plus de façon empirique mais sur des bases mathématiques. Voici un résumé des vues de Fisher sur l'évolution comprise comme un changement dans la fréquence des gènes. L'évolution se déroule au sein de populations nombreuses, chaque individu peut se reproduire avec n'importe quel autre membre de la population pourvu qu'il soit de l'autre sexe (population **panmictique**), elle est guidée principalement par la sélection naturelle qui opère de façon graduée, les variations sont de faible ampleur et s'exercent sur un seul gène à la fois, indépendamment des autres gènes. Les conceptions de Fisher sont restées pratiquement inchangées durant les 70 années qui suivirent et ce sont elles que l'on retrouve dans les premières versions de la synthèse moderne (Gayon, 1998 ; Provine, 1985).

Sewall Wright résume ses positions dans sa « *Shifting balance theory* » (Wright, 1978). Il affirme que la génétique évolutive recouvre de nombreuses dimensions, compte tenu des multiples possibilités offertes par les recombinaisons génétiques. Wright est surtout connu pour sa représentation du **paysage adaptatif** (*adaptive landscape*) qui s'est imposé comme une métaphore incontournable permettant d'éclairer la fabrique des adaptations et plus généralement celle des espèces, la spéciation. Les idées de Fisher concernant l'évolution s'opposent nettement à celles de Wright sur plusieurs points cruciaux : le mode opératoire, sélection naturelle versus (vs.) dérive génétique associée à plusieurs régimes de sélection ainsi que les migrations ; le contexte écologique avec des populations panmictiques vs. des populations de petites tailles et divisées ; le contexte génétique de l'évolution avec des mutations ponctuelles vs. des variations dépendantes d'un contexte génétique large (**épistasie**) ; le mécanisme de la spéciation, sélection disruptive à l'intérieur d'une large population vs. spéciation qui intervient comme le produit de variations de fréquence des gènes dans une population de petite taille. Ces différences fondamentales entre les conceptions de Fisher et de Wright sont celles qui les opposent durant les années 1929-1962 mais ce sont aussi les mêmes qui animent le nouveau débat des années 1997-2000 (Skipper, 2002). Par exemple, selon Fisher (1930) et Coyne et al (1997), le principal moteur de l'évolution est la sélection naturelle, *contra* Wright et Wade & Goodnight (1998). L'évolution dans des populations panmictiques est au cœur de la théorie de Fisher, soutenue par Coyne et al. (1997). Wade & Goodnight, à la suite de Wright, pensent que ce type de population n'est pas majoritaire et que les populations de petite taille sont plutôt la règle que l'exception, ainsi que le montrent les travaux sur les métapopulations (voir 9.

3). Fisher n'ignore pas l'**épistasie**, comme le rappelle Coyne et al. (2000) mais il lui dénie toute intervention dans la variation génétique.

En résumé, l'interprétation standard de Fisher s'exprime ainsi : l'évolution se déroule dans des populations panmictiques, la sélection naturelle agit sur des allèles dont les variations ont une faible portée mais s'additionnent avec le temps pour diriger l'évolution des organismes. Selon Wade & Goodnight le premier but de Wright est d'expliquer l'origine des innovations alors que Fisher explique l'amélioration des adaptations. Ce long développement (trop long ?) a pour but de montrer les tensions qui, dès l'origine, ont mis en cause les théories évolutives héritées du Darwinisme. Aujourd'hui, la synthèse moderne de l'évolution a, en partie, intégré ces difficultés. Ainsi Futuyma (2015 : 31) présente les conditions qui déterminent l'évolution selon la synthèse moderne, avec notamment : l'évolution s'exerce sur des populations d'organismes ; l'évolution est fondée sur des mutations dont la venue est indépendante des besoins adaptatifs des organismes ; les nouvelles espèces sont formées par la divergence entre les populations d'une espèce ancestrale, grâce à des facteurs qui réduisent les flux génétiques entre les populations ; la sélection naturelle est la cause majeure de l'évolution des adaptations ; les changements dans la composition génétique des populations peuvent résulter de la dérive génétique, en particulier dans les petites populations.

Il devient évident que la synthèse moderne, telle que présentée par Futuyma, a intégré bon nombre des propositions de Wright : l'importance de la dérive génétique est reconnue, ouvrant la voie au concept de neutralité évolutive. La notion de populations panmictiques est mise en retrait et les potentialités évolutives des populations de petite taille sont avérées. Il n'est pas non plus fait mention de l'action de la sélection naturelle dans la spéciation. Les mutations ne sont plus définies seulement comme des changements dans la fréquence et la composition des allèles mais d'une façon plus large incluant des changements dans l'organisation des chromosomes et la **polyploïdie**. Là encore, de nouvelles voies s'ouvrent qui mènent à la possibilité de variations génétiques de grande ampleur.

Nous ajouterons une remarque qui pourrait froisser certains biologistes admirateurs de Fisher car elle n'honore pas la mémoire de ce scientifique. Mais les écrits restent et personne ne les effacera. Pour Wright, Dobzhansky ou Lynch, un modèle reposant uniquement sur l'action de la sélection naturelle ne répond pas à leur vision de l'évolution, celle qui autorise l'intervention de la dérive génétique et de phénomènes aléatoires. Des modèles strictement sélectionnistes ou peu s'en faut, ont toujours été promus par Fisher. Le problème est que ses convictions dans le pouvoir de la sélection naturelle se conjuguent, chez lui, à des théories **eugénistes** développées

notamment dans son livre, hautement célébré, *La théorie génétique de la sélection naturelle* (Fisher, 1930). Personne ne pourra dire qu'il s'agit d'une foucade de l'auteur, le livre comprend douze chapitres et les cinq derniers sont consacrés à la mise en place d'un agenda eugéniste minutieusement détaillé.

10. 2 « Rythme de l'évolution et innovations »

Les changements de la séquence d'ADN sont considérés comme le moteur des nouveautés évolutives. Ces changements sont en majorité de faible ampleur, il s'agit avant tout de mutations dispersées dans le génome et dont les effets éventuels seront soumis au crible de la sélection naturelle. C'est l'essence même de la théorie synthétique, la génétique des populations a pour but de décrypter ces phénomènes et ainsi de comprendre la variabilité génétique et la formation du phénotype à partir du génotype. Un corollaire de cette thèse impose un rythme d'évolution plus ou moins continu, avec des variations d'amplitude limitée mais qui, au fil du temps peuvent s'ajouter et produire des innovations.

En opposition, la possibilité de changements relativement brusques, capables d'occasionner de véritables ruptures évolutives en peu de temps, est maintenant défendue par de nombreux auteurs, souvent recrutés chez les paléontologues, avec notamment la théorie des équilibres ponctués. D'autre part, il est aujourd'hui admis que des réorganisations importantes du génome sont possibles, duplications et recombinaisons, notamment, les travaux de McClintock (1950) ayant joué un rôle moteur dans cette prise de conscience. L'étude de la séquence complète du génome de nombreux organismes confirme que la structure de l'ADN peut évoluer rapidement grâce à l'action d'éléments génétiques mobiles, les exemples comprennent la génération de nouveaux exons, introns ou régions cis-régulatrices des gènes (voir chapitre 6). La redondance de beaucoup de séquences, codantes ou non, assure la stabilité de l'ensemble.

Dès 1977, François Jacob, dans un article largement cité, emploie le terme bricolage (tinkering) pour décrire l'utilisation de fragments d'ADN servant à créer de nouvelles séquences fonctionnelles et plus généralement comme une procédure habituelle dans le déroulement de l'évolution. L'ADN le plus abondant dans le génome est précisément celui qui permet le réarrangement des séquences. Le **séquençage** de l'ensemble du génome chez de nombreux organismes confirme ces observations. Il est permis de s'étonner de l'organisation des séquences codantes de l'ADN (les gènes), avec des parties codantes (**exons**), interrompues par d'autres non-codantes (**introns**). Une

explication très plausible stipule que cette organisation faciliterait de nouvelles associations dans les gènes, les exons représentant des unités codantes pouvant intervenir dans des circuits génétiques variés. D'autre part, le rôle des duplications partielles ou complètes du génome dans la venue des innovations a déjà été évoqué à plusieurs reprises (voir 6. 5).

De toute évidence, l'organisation du génome favorise son évolution, son évolvabilité. Pour autant, faut-il opposer une évolution qui se déroulerait au rythme de rares mutations avantageuses à celle qui résulte des réorganisations du génome, ainsi que Shapiro (2011) le suggère. Rien n'est moins sûr et les altérations ponctuelles du génome, les mutations ont elles aussi un rôle à jouer dans cet ensemble. Si une analogie est permise, prenons la possibilité d'apporter des changements dans un texte, c'est-à-dire une unité d'information. Les variants sont de deux ordres : ceux qui concernent le vocabulaire, les mots changent (mutation) et ceux qui concernent l'agencement de la phrase ou du texte, l'ordre des mots change (réarrangement). C'est de l'association de ces deux possibilités que vient la flexibilité de la langue, autrement dit son évolvabilité.

10. 3 « Épigénétique et synthèse étendue de l'évolution (ESS) »

L'implication grandissante de l'épigénétique dans la dynamique évolutive et la revanche des idées de Lamarck qui se profile en arrière-plan sont l'objet de multiples spéculations (voir 6. 7). L'épigénétique intervient dans l'expression du génome, le plus souvent en imposant un choix entre plusieurs options codées dans l'ADN. Ce système permet de réagir rapidement aux variations du milieu extérieur ou à celui de la cellule. Néanmoins, les possibilités de rewriting du génome à partir d'impulsions de l'épigénétique semblent limitées à quelques situations d'urgence, comme l'admettent Bonduriansky & Day (2018) ou Maderspacher (2017). Des potentialités pourraient cependant s'ouvrir si, lors des réarrangements du génome, l'information épigénétique pouvait influer sur la nature et la topographie des segments réarrangés.

Quoi qu'il en soit, la connaissance, même balbutiante, de ces mécanismes ne permet plus d'exclure des rythmes d'évolution rapides, la création abrupte d'innovations significatives et l'amplification soudaine de la diversité biologique (e. g. explosion cambrienne). Les vieux démons du monstre prometteur, la créature de Goldschmidt, seraient-ils de retour ? Certainement pas dans la forme où l'imaginait son auteur mais on doit créditer Goldschmidt d'une vision novatrice de l'évolution (Goldschmidt, 1940 ; Chouard, 2010).

Dans le même ordre d'idées, Laland et al. (2015) proposent une « synthèse étendue de l'évolution » (*extended evolutionary synthesis*, EES). Ainsi que

ces auteurs le reconnaissent, ce label peut sembler grandiloquent mais il s'inscrit dans un courant rénovateur qui veut s'affranchir d'une partie des dogmes admis par la synthèse moderne de l'évolution, courant initié notamment par les idées de Gould & Eldredge et leur modèle des équilibres ponctués (Gould & Eldredge, 1993 ; Gould, 2002). Nous avons déjà abordé quelques-uns de ces problèmes, au sujet du dogme central de la génétique qui réserve la transmission de l'information aux seuls gènes ou à propos des rythmes de l'évolution, compris seulement dans le cadre du gradualisme. La prééminence de la sélection naturelle comme force créatrice est aussi remise en cause par les thèses développées dans l'EES.

Les changements proposés, qui concernent l'ensemble de la théorie synthétique, s'appuient sur plusieurs domaines de recherche : la biologie du développement, la plasticité du phénotype (voir 6. 7. 2), l'héritage non-génétique (les caractères acquis), la construction de la niche écologique. De l'aveu même de Laland et al., 2015, ces propositions sont souvent regardées avec scepticisme. Je n'ai pas l'intention de discuter tous les aspects de la synthèse étendue, je me contenterai de quelques remarques. Les recherches en évolution-développement (Evo-Devo) sont tout à fait compatibles avec les positions de la théorie synthétique (Bromham, 2011). Les gènes du développement, suivant les modalités de leur mise en œuvre (le moment, le lieu, l'intensité du signal) dirigent la construction du nouvel organisme, son **ontogénie**. Le maintien d'une série de **Hox-gènes** participant à l'organisation du développement de l'embryon chez pratiquement tous les métazoaires est certainement un des faits les plus remarquables de l'évolution.

Un biais dans les variations possibles du phénotype a particulièrement attiré l'attention : certaines formes se répètent à travers des taxons très différents, par exemple le nombre fixé des membres, des doigts, des segments ou des vertèbres chez de nombreux taxons, quelquefois fort éloignés dans la **phylogénie** (e. g. Arthur, 2004 ; 2011 ; Galis et al., 2010). D'autres similitudes, telles que l'existence de formes très ressemblantes, alors qu'elles n'ont pas d'ancêtre commun proche, autrement dit les nombreux exemples d'**évolution convergente** que nous propose la diversité biologique, relèvent de la même interprétation, selon Laland et al. (2015) : l'apparence du phénotype et ses variations sont biaisées par le processus du développement qui utilise (ou réutilise) les mêmes modules de régulation et impose le suivi de trajets communs dans l'organisation des phénotypes, ce que personne ne conteste. Ces phénomènes sont généralement considérés comme des **contraintes** qui s'imposent durant le développement de l'organisme et qui limitent l'amplitude des variations. Selon Laland et al. (2015), cette notion de contrainte amène à l'absence d'évolution. Mais en regard de l'organisation

complexe des **métazoaires**, une autre lecture s'impose : les contraintes sont nécessaires au maintien de la complexité, elles assurent la stabilité de l'ensemble des structures et dans le même temps elles autorisent des variations dans certaines parties du système.

La plasticité phénotypique tient aussi une part importante dans l'argumentaire pro-EES. La plasticité du phénotype désigne la capacité d'un organisme à changer son phénotype en réponse à des sollicitations de l'environnement. Or d'après Hendry (2017) la plasticité phénotypique résulterait d'une sélection ancienne et les changements adaptatifs exprimés par les organismes actuels auraient une base génétique. Ceci est largement démontré pour de nombreux organismes (voir 6. 7. 2). Sans avoir valeur de définition, une expression de Laland et al. (2015 : 6) résume bien la portée des thèses qu'ils défendent : « EES regarde le génome comme un sous-système dans la cellule, résultat de l'évolution pour répondre aux signaux qu'il reçoit. » Cette expression peut être acceptée en principe mais il est manifeste qu'elle veut imposer une vision statique du génome, capable seulement de répondre à des impulsions extérieures. Or le génome détient un ensemble complexe d'interprétation des signaux et il peut réagir de multiples façons à ces impulsions et souvent sans l'intervention des impulsions extérieures à la cellule. S'il existe dans la cellule une organisation capable d'interpréter des signaux extérieurs, de modifier sa structure et d'initier une ou des réponses efficaces et cohérentes ou encore de mettre en place les conditions autorisant la venue des innovations, seul le génome répond à ces exigences.

D'autre part, la logique relevant de l'épigénétique a été sévèrement critiquée (démantelée selon Walsch et Lynch, 2018) dans un article de Charlesworth et al. (2017). L'improbabilité d'une action de long terme de l'épigénétique sur le phénotype ou le génotype est démontrée par une observation maintes fois renouvelée : des lignées totalement homozygotes (portant les mêmes allèles) ne répondent pas aux variations du milieu donc à la sélection. L'absence de variation génétique ne signifie pas que l'épigénétique n'intervient pas mais, seule, elle est incapable de provoquer des réponses permanentes chez des populations sans variations au niveau de l'ADN.

10. 4 « Comment construire un organisme selon Craig Venter ? »

Le groupe de Craig Venter a procédé à deux expériences distinctes, utilisant des bactéries du genre *Mycoplasma*. En premier lieu (Lartigue et al., 2007), les auteurs extraient le génome d'une bactérie de l'espèce *M. mycoides* et le transfèrent dans une bactérie d'une autre espèce, *M. capricolum*.

L'organisme chimérique obtenu est viable. Le phénotype des cellules qui résultent de la transplantation du génome est identique à *M. mycoides*, c'est-à-dire à la cellule donatrice du génome. Plus tard, le groupe de Venter synthétise artificiellement l'ADN de l'espèce *M. mycoides* à partir de ses constituants primaires, les paires de bases et l'insère dans *M. capricolum* (Gibson et al., 2010). Ils obtiennent des cellules de type *M. mycoides* qui se divisent et produisent une colonie bactérienne. Le génome synthétique a donc pris le contrôle de la cellule, remplaçant un système d'organisation naturel par un autre d'origine artificielle.

À bien des égards, ces expériences semblent sonner le glas de l'hérédité épigénétique. Le groupe de Venter a réussi à découpler les deux composants fondamentaux de la cellule, le génome et le cytoplasme. La bactérie chimérique qui combine le génome d'une espèce avec le cytoplasme d'une autre espèce peut nous offrir un éclairage sur le rôle respectif de ces éléments dans la transmission des caractères. Autrement dit, la bactérie de Venter va-t-elle ressembler à l'espèce qui a fourni la séquence d'ADN ou à celle d'où provient le cytoplasme ou aux deux ? Le résultat est clair : le génome introduit provoque des changements du phénotype dans la cellule receveuse, de telle façon que, après quelques cycles de divisions, la cellule chimérique expose les caractères de la cellule ayant donné le génome. L'ADN est donc confirmé comme l'agent prépondérant de la transmission héréditaire et, de là, il devient facile de reléguer l'épigénétique dans les rôles accessoires de l'hérédité. La séquence d'ADN serait-elle la seule donnée pertinente pour comprendre l'hérédité comme le suggère l'expérience de Venter ?

Cependant, si l'on entre dans les détails de l'expérience, des doutes subsistent. Les premières tentatives de transmission du génome synthétique ont échoué, quelque chose manque dans ce génome et le groupe de Venter va découvrir que l'élément absent est la méthylation de l'ADN. Le génome du donneur et celui du receveur portent des groupes méthyle et la méthylation apparaît nécessaire pour que l'ADN du donneur fonctionne. D'autre part, l'expérience inverse de l'ADN de *M. capricolum* vers *M. mycoides* n'est pas exempte de difficultés. Dans ce cas, il n'est pas possible d'exclure une interaction négative entre le cytoplasme du receveur et le génome de *M. capricolum*.

10. 5 « Un ou des principes unificateurs pour comprendre l'évolution ? »

10. 5. 1 L'unité du vivant et l'évolution de la complexité

La vie montre une remarquable unité, celle de son support biochimique en

premier lieu qui est resté le même durant près de quatre milliards d'années d'évolution. Elle se distingue aussi par l'économie des moyens mis en œuvre : les briques constitutives du vivant, les protides, les lipides, les sucres et les acides nucléiques ont toujours été au cœur de la structure des organismes. Les processus, qui jalonnent la marche vers la complexité, je veux surtout parler de ceux définis par Maynard Smith & Szathmary (1995), sont eux aussi singulièrement uniformes et obéissent à un principe clair. L'établissement de structures complexes, donc fragiles, à partir d'organismes dits simples, les procaryotes, qui sont déjà eux-mêmes d'une redoutable complexité, nécessitent, dans toutes ses étapes, un affermissement des structures. Ainsi, l'information portée par l'ARN dans les premières manifestations de la vie est reprise par l'ADN, plus stable. Dans les cellules eucaryotes, l'ADN est dupliqué, ce qui permet la correction des erreurs lors de la lecture des séquences et aussi de corriger des séquences fautives. Le confinement du génome dans le noyau chez les eucaryotes prévient les échanges entre l'ADN du milieu extérieur et l'ADN de la cellule, facteur de déstabilisation du génome.

L'apparition de la reproduction sexuée accompagne celle des premiers organismes eucaryotes. Elle correspond aussi à un bornage des échanges génétiques entre organismes différents, ils ne peuvent plus intervenir qu'entre individus étroitement apparentés. La proposition qui a été faite plus haut (voir 7. 5) s'articule autour de deux spécificités du sexe : il limite les possibilités d'échanges entre des séquences d'ADN trop dissemblables, facteur de déséquilibres importants pour des organismes complexes. Dans le même temps, le sexe favorise les échanges génétiques à l'intérieur d'un pool génétique plus ou moins restreint, celui défini par l'espèce. La dualité des fonctions assurées par le sexe paraît contradictoire mais elle est certainement nécessaire à l'établissement de formes de plus en plus complexes. Cette hypothèse d'une opposition entre les fonctions du sexe pourrait peut-être rendre compte des difficultés récurrentes pour en comprendre le sens, son apparition et son maintien au cours de l'évolution. Des groupes de gènes, tels que les **Hox gènes**, connus depuis l'émergence des **Bilateria**, déterminent le développement des métazoaires. La duplication, partielle ou complète des gènes, offre de nouvelles perspectives de variations, notamment dans la venue des innovations. La symbiose et la coopération des organismes sont aussi des acteurs majeurs dans la genèse des innovations et de la complexité.

10. 5. 2 Théorie Darwinienne et dynamique de la biodiversité

La plupart des théoriciens de l'évolution ont affirmé qu'un processus

unique dirigeait l'apparition et la diversification des organismes au cours du temps. Serait-ce un héritage lointain de l'horloger divin ? Quoi qu'il en soit, pour ne citer que quelques exemples, Lamarck professe la volonté d'amélioration et l'hérédité des caractères acquis, Geoffroy Saint-Hilaire retient l'influence déterminante du milieu, Hugo de Vries (1901-1903) met en avant le **mutationnisme.** Cependant, lorsque l'évolution est évoquée, une seule théorie se présente, la synthèse darwinienne, à tel point qu'évolution et Darwinisme sont presque devenus synonymes. À bien des égards, cette attention est justifiée, je n'ai pas l'ambition de le démontrer, bien d'autres l'ont déjà fait. La théorie darwinienne, qui repose sur l'action de la sélection naturelle, se distingue par sa clarté et la simplicité de ses propositions. Elles ont pu être vérifiées à maintes reprises dans la nature ou in vitro (voir chapitre sélection). Le génotype et le phénotype des organismes changent, ces variations, de faible ampleur, peuvent être transmises aux descendants, elles sont héréditaires et certaines d'entre elles étant avantageuses se trouvent sélectionnées et retenues sous la forme d'adaptations. Dans ce contexte, la sélection naturelle procure un principe unificateur permettant de comprendre l'histoire et la diversité de la vie, elle est considérée comme le ressort principal, voire unique, de l'évolution. Ceci, à tel point que toute critique dirigée contre la sélection naturelle est souvent interprétée comme une attaque niant la réalité de l'évolution (voir par exemple Critiques des théories de l'évolution in Wikipédia).

Pourtant, les oppositions issues des milieux scientifiques, assumées ou non, ne manquent pas, plusieurs ont déjà été approchées dans ce livre. Nous allons résumer les principales.

Spéciation. Ernst Mayr est un des artisans majeurs de la synthèse moderne de l'évolution. Celle-ci intègre les idées de Darwin et les connaissances sur la génétique et ses variations. Mais c'est aussi Mayr qui dénie en grande partie l'intervention de la sélection naturelle dans l'origine des espèces, prônant le rôle central de l'isolement géographique (**allopatrie**), à la suite, entre autres, de Dobzhansky (1937). Par exemple, Mayr (1942) écrit : « à présent, il n'y a aucune sorte d'évidence qui prouverait que les variations interspécifiques se propagent au moyen de la spécialisation d'une population dans un habitat particulier. » Ici, il est clair que Mayr rejette l'intervention de la sélection naturelle dans la spéciation. Ses vues seront reprises par de nombreux biologistes, ainsi Futuyma (1983) écrit : « Ironiquement, dans l'histoire de la biologie, Darwin n'explique pas l'origine des nouvelles espèces dans son livre *L'origine des Espèces*. » Après les années 1990, une réaction se dessine, des chercheurs montrent l'importance des interactions entre les populations et leur environnement dans l'origine des espèces, i. e. la **spéciation écologique**. La

définition des espèces selon Mayr, par le seul isolement reproducteur, est aussi contestée, sans qu'aucun consensus n'en résulte (Mallet, 2001). Quoi qu'il en soit, l'importance de l'isolement géographique dans la venue des nouvelles espèces n'a pas été infirmée, les discontinuités génétiques entre espèces qui amènent leur isolement reproducteur ne sont pas remises en cause, même si les incompatibilités entre espèces lors de la reproduction ne sont pas absolues.

Problème de la fitness et des trade-offs. Rappelons que la fitness est un concept essentiel dans la théorie darwinienne puisqu'il est censé mesurer l'avantage d'une population dotée d'un (ou de plusieurs) caractère bénéfique par rapport à une population qui en est privée. Au risque de lasser, puisque le sujet est récurrent dans ce livre, la fitness est un concept mal défini, dans la littérature il est souvent représenté au moyen d'une analogie graphique, le pic de fitness. Or, la fitness varie avec la densité de la population, généralement lorsque la population augmente sa fitness diminue ainsi que la hauteur du pic de fitness. L'avantage en fitness d'une population est donc temporaire, comme l'est l'action de la sélection naturelle. Les variations de densité des populations dues à la sélection naturelle agissent donc en tant que facteurs égalisateurs tout comme les innombrables trade-offs qui gouvernent l'activité des organismes et leurs interactions. Parmi eux, il en existe un qui doit être distingué, celui reconnu entre la fécondité et l'espérance de vie (e. g. Maklakov et al., 2017 ; Culina et al., 2019). Or il se trouve que ces deux propriétés sont celles qui définissent la fitness : « la sélection naturelle doit s'interpréter comme résultant de différences dans la propagation des organismes et de différences dans leur survie. » (Paterson, 2005). Si ces deux caractères, marqueurs de la fitness, évoluent dans des sens différents, il devient difficile de peser les avantages obtenus, par exemple, avec une fécondité élevée et les désavantages d'une survie courte. Là encore, la fonction égalisatrice des trade-offs est évidente.

Limitation des ressources et compétition. Dans la conception darwinienne de la biodiversité la compétition entre les espèces est acharnée, les ressources sont limitées et seuls les meilleurs survivent. Ceci est clairement exprimé dans le titre complet du livre fondateur de Darwin (1859) : *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. Il n'est d'ailleurs pas sans signification que la dernière partie de ce titre soit le plus souvent passée sous silence. Intention d'abréger un titre trop long ? Peut-être mais aussi certainement volonté d'occulter un aspect encombrant du Darwinisme qui mène à coup sûr vers la notion de progrès évolutif, maintes fois critiquée et en premier lieu par Darwin en personne. L'écologie s'est longtemps appuyée sur l'idée d'une limitation des ressources

disponibles et d'une compétition entre les organismes pour en prendre possession. Les populations et les communautés sont en équilibre dans des habitats saturés en individus et en espèces. Klaus Rohde (2005) s'oppose à cette vision uniforme et propose, avec d'autres auteurs, le concept d'une écologie en déséquilibre (*nonequilibrium ecology*). Les variations de l'environnement empêchent la réalisation de tout équilibre et s'il s'installe dans une communauté cela ne sera pas de façon durable. Voici une première remarque : la théorie des métapopulations ne se conforme pas non plus à l'idée d'équilibre écologique puisque des espaces restent libres et accessibles au peuplement dans la distribution géographique d'une métacommunauté. Ainsi, Šimková & Rohde (2013) affirment que la coexistence des espèces peut s'expliquer par des épisodes de colonisation et d'extinction survenant de manière aléatoire.

Dès le début du vingtième siècle, Gleason (1926) écrit que le non-équilibre est important en écologie et pour Von Bertalanffy (1952) les systèmes biologiques sont des ensembles ouverts caractérisés par un flux continu de substances et d'énergie où un réel équilibre ne peut s'établir. Seul un système biologique fermé serait susceptible d'atteindre cet équilibre, entraînant une compétition interspécifique effective entre ses membres. Elle aboutit à une différenciation de la niche pour chaque compétiteur, rappel du principe de divergence Darwinien. Qu'en est-il dans la nature ? Après avoir passé en revue de nombreuses études vérifiant le rôle de la compétition, Connell (1980) assume que « la compétition n'apparaît pas comme un mécanisme important dans la répartition des espèces ». Ce à quoi certains écologistes ont répondu en expliquant que la compétition avait déjà eu lieu et qu'elle avait disparu lorsque les différentes espèces s'étaient réparties, chacune dans sa propre niche. D'où la célèbre formule de Connell *the ghost of competition past*, le fantôme de la compétition passée auquel il ne croit guère. Andrewartha & Birch (1984) assurent que le rôle supposé prépondérant de la compétition en écologie est surjoué car beaucoup de populations et la plupart des espèces sont rares dans la nature et qu'une grande partie des substances disponibles ne sont pas utilisées. Pourtant, dans certaines circonstances, les ressources peuvent être limitées et la compétition pour les obtenir s'installer, comme chez les rongeurs granivores du désert (voir une revue in Gaston, 2003). Mais l'action de la compétition est difficilement testable, suivant le sentiment général, dans beaucoup de communautés, les conditions sont en déséquilibre et réduisent ou effacent les effets de la compétition interspécifique. Par exemple, des études concernant des communautés d'oiseaux en Grande-Bretagne (Gaston & Blackburn, 2000 ; Royan et al., 2016) ne montrent aucun rôle effectif de la compétition interspécifique dans la coexistence des espèces.

Une promenade dans le parc. Plus anecdotiques mais aussi tirés d'une expérience à grande échelle, les changements dans le management du parc naturel du Yellowstone aux USA illustrent les difficultés liées à un type d'écosystème qui serait en équilibre (équilibre non spécifié par ailleurs). Pour les associations environnementales qui supportent ces idées, il est clair que la notion d'équilibre écologique désigne un système hautement intégré dans toutes ses parties (une communauté dans un sens étroit), système qui varie peu et qui reste intact, soit naturellement, soit après l'intervention du management du parc. Dans les années 1960-1970, l'idée d'équilibre écologique pénètre les pratiques et les écrits des services du parc du Yellowstone (Jax, 2010 ; National Park Service, 1978). L'urgence est alors de maintenir ou de ramener l'écosystème du parc vers un état stable qui est ressenti comme l'écosystème original (ou primaire) du parc du Yellowstone. Mais dans les années 1980 la tonalité change radicalement, il n'est plus question d'équilibre, ni dans la gestion ni dans les écrits des services du parc. Comment expliquer ce revirement ? Plusieurs raisons y concourent. En premier lieu, les courants de la pensée écologique changent, l'idée d'une biosphère qui ne serait pas en équilibre fait son chemin et s'impose (Rohde, 2005 ; Pickett & Ostfeld, 1995). D'autre part, la situation du parc elle-même exige une révision des pratiques. Avant 1969, la densité des troupeaux de cervidés (wapiti) est bornée par la chasse ou le piégeage. Après 1969, cela cesse, l'idée de régulation naturelle prévaut et il n'y aura plus de contrôle des populations par les humains à l'intérieur du parc. À partir de là, l'effectif des populations fluctue, des chaînes alimentaires se modifient de façon imprévisible et Houston (1982) peut parler d'états multiples et plus ou moins stables. Charles Kay (1995) avait accusé le management du parc de Yellowstone de promouvoir une sorte de « jardin d'Eden écologique ». Il considère, avec beaucoup de collègues écologistes, que l'équilibre écologique est une fable et que le changement est « la seule constante en écologie »

Coopération et intégration des organismes. Un examen de la littérature consacrée aux communautés biologiques donne l'impression que les interactions négatives, compétition et prédation, sont prépondérantes dans leur organisation, cela en total accord avec la théorie Darwinienne. Nous venons de voir que les choses sont loin d'être aussi simples, les études actuelles se sont enfin tournées vers le mutualisme et la facilitation, vers la coopération entre les organismes pour expliquer leur coexistence (e. g. Chomicki et al., 2019). Disons simplement, suivant le sens commun, qu'il est certainement plus facile de faire coexister des individus ou des espèces ayant des interactions positives plutôt que des interactions négatives. Lynn Margulis reste certainement la personnalité la plus connue s'étant opposée à une vision

de l'évolution orientée vers la compétition. Elle développe une théorie qui s'articule autour de la collaboration et de l'intégration des organismes, rejetant les idées néodarwiniennes (Margulis & Sagan, 1995). Voici ce qu'ils écrivent à propos de la sélection naturelle : « ce ne sont pas les survivants qui sont sélectionnés pour leur succès mais plutôt ceux qui ne se reproduisent pas et disparaissent qui sont visés par une sélection négative » formule qui sous-entend que la sélection naturelle élimine et maintient les organismes mais ne crée rien. Rappelons que les propositions de Margulis sur l'origine des **chloroplastes** et des **mitochondries** dans les cellules eucaryotes par intégration d'organismes ou de parties d'organismes procaryotes ont été largement vérifiées. À l'évidence, ce processus de coopération et d'intégration est très éloigné des thèses néodarwiniennes.

Biodiversité, Darwin's tangled bank. Un des textes les plus marquants et célébrés dû à Darwin, celui de la « ***tangled bank*** **»** exalte la biodiversité, je ne résiste pas à le reproduire ici : *It is interesting to contemplate a tangled bank, clothed with plants of many kinds, with birds singing on the bushes, with various insects flitting about, and with worms crawling through the damp earth, and to reflect that these elaborately constructed forms, so different from each other, and dependent upon each other in so complex a manner, have been produced by laws acting around us. These laws… being Growth with Reproduction, Inheritance… Variability… increase so high as to lead to a Struggle for Life and as a consequence to Natural Selection.* (voir essai de traduction dans l'index). Il est absolument inouï qu'en seulement deux phrases, Darwin rassemble les thèmes qui, aujourd'hui encore, sont parmi les plus étudiés par les biologistes : la biodiversité, la complexité, la reproduction, l'héritabilité des caractères, leurs variations, la compétition et la sélection naturelle. Au milieu de ces intuitions qui dépassent presque l'entendement, Darwin expose le problème soulevé par la théorie de la biodiversité résultant de la sélection naturelle. La solution qu'il préconise, chaque organisme a une niche qui lui est propre, est toujours discutée. Mais l'ensemble des faits disponibles montre que d'autres mécanismes interviennent, dont certains aboutissent à une neutralité, à une égalisation des chances pour les espèces d'occuper un espace donné, soumis constamment aux variations de l'environnement.

10. 5. 3 La sélection naturelle, pilier de l'évolution ?

Les lignes précédentes amènent à s'interroger sur le rôle de la sélection naturelle dans l'évolution. En premier lieu, les manifestations de son action sont omniprésentes dans les laboratoires et dans la nature, aussi bien pour le

phénotype que le génotype. Les adaptations, dans toute leur diversité et complexité, portent la marque de la sélection. Il est plus difficile de la déceler dans le génome mais elle existe (voir chapitre 6). Pour un exposé exhaustif des techniques rendant compte de l'action de la sélection naturelle sur le génome voir Walsh & Lynch (2018). Cependant, une lecture de l'évolution sous le seul éclairage de la sélection naturelle pose des problèmes quasiment insolubles, par exemple pour expliquer l'émergence d'organismes de plus en plus complexes au cours de l'évolution. Si la question traditionnellement liée à l'action de la sélection naturelle, quel avantage procure l'accroissement de la complexité, est posée, les réponses entendues restent peu convaincantes. Pourquoi ? Sous l'égide de la fitness, moteur de la sélection, deux critères commandent, la fécondité et la survie des organismes. Or, les premiers organismes, les bactéries se reproduisent infiniment plus vite que les métazoaires et même que les eucaryotes unicellulaires. Du côté de la survie des organismes, la taille des populations bactériennes est aussi infiniment plus grande que celle des métazoaires, diminuant d'autant le risque d'extinction. Ajoutons à cela une maîtrise des parcours du métabolisme inaccessible aux formes complexes et des possibilités de variations elles aussi sans équivalent dans la biosphère complexe. Les difficultés récurrentes de la théorie néodarwinienne pour expliquer deux étapes cruciales dans la marche vers la complexité, la reproduction sexuée et l'apparition des formes pluricellulaires illustrent ces déficiences. Par exemple, dans un article intitulé *The evolutionary enigma of sex*, Otto (2009) affirme que le sexe n'augmente pas la variabilité et, s'il le fait, cela n'augmente pas la fitness. En dépit de douzaines ou même de centaines d'articles consacrés au problème de la maintenance du sexe édités chaque année, la prédominance de la reproduction sexuée dans la nature reste un mystère, selon Neiman et al. (2017).

L'intervention de la sélection naturelle ne se discute pas dans le maintien de la stabilité des organismes, elle élimine les variants défavorables (**sélection stabilisatrice**). Va-t-elle au-delà ? Je sais que cette question peut sembler scandaleuse à l'aune de la théorie néodarwinienne, qui, en définitive, a recueilli beaucoup de supports. Pourtant des biologistes confirmés n'ont eu de cesse de nier un rôle créatif à la sélection, le premier d'entre eux étant Mayr en personne qui rejette en grande partie l'intervention de la sélection dans l'isolement reproducteur et l'origine des espèces, pour reprendre le titre du livre de Darwin. À bien y regarder, cette position maintes fois réaffirmée par Mayr sape les fondations du néodarwinisme, celles-là mêmes qu'il a contribué à établir. Pour Shapiro (2011) et Margulis & Sagan (1995), la sélection n'a pas d'autre rôle que d'écarter les variants défavorables. Devillers & Tintant (1996) reconnaissent l'intervention de la sélection naturelle dans l'évolution

adaptative. Elle permet aux organismes de s'adapter aux conditions variables de l'environnement et aux contraintes du milieu. Si d'aventure nous voyons une taupe sortir de ses galeries, force est de dire que beaucoup de ses caractères morphologiques sont faits pour la vie souterraine où elle retourne d'ailleurs sans tarder. Pourtant, Devillers & Tintant écrivent que les réponses adaptatives s'inscrivent dans des limites assez étroites, sont souvent itératives et que les innovations de grande ampleur, comme l'apparition du plan d'organisation des vertébrés relèvent d'autres phénomènes. Après l'examen de divers types de sélection dans la nature, Bell (2010) conclut que la sélection change souvent de direction et qu'elle fluctue (**sélection fluctuante**) avec les changements continuels imposés par les conditions de vie (voir aussi Villemereuil et al., 2020). Les deux exemples emblématiques de l'action de la sélection naturelle, la couleur de la Phalène du bouleau et la forme du bec des pinsons de Darwin illustrent parfaitement les limites de la sélection.

Ici, je voudrais revenir vers les expériences de Richard Lenski (2017), déjà évoquées plus haut (voir 3. 2. 3) et qui ont montré qu'une véritable innovation, le basculement du régime alimentaire de la bactérie *Escherichia coli* était lié à la sélection d'un nouveau variant génétique procurant un avantage indéniable à *E. coli* dans les conditions de l'expérience, une véritable adaptation dirigée par la sélection naturelle. Pourtant, les choses ne sont pas aussi claires qu'elles le paraissent et la théorie d'une simple mutation apportant un avantage décisif doit être nuancée. Rappelons que les expériences de Lenski s'étendent sur plus de 55 000 générations bactériennes, l'équivalent d'un million d'années d'évolution humaine. Une particularité unique de l'expérience consiste dans la conservation par le froid des bactéries, cela toutes les 500 générations. Elles peuvent donc être tirées de leur sommeil à tout moment et revenir dans le jeu de l'évolution. Le milieu sur lequel les bactéries sont cultivées contient du citrate qui sert de support à la culture et n'est pas une source de carbone pour les bactéries sous conditions aérobies (en présence d'oxygène). Dans une des cultures, après 30 000 générations, un variant capable d'utiliser le citrate apparaît (Cit^+ mutation) et devient dominant vers la 33 000e génération. Mais Blount et al. (2008) réalisent que l'apparition de Cit^+ dépend de la présence préalable dans la culture d'autres mutations apparues au cours du trajet, de l'histoire des populations bactériennes dans l'expérience de Lenski. Comment les chercheurs sont-ils arrivés à cette constatation ? La question se pose car la venue de ces mutations n'avait pas été notée lors de leur apparition. C'est en quelque sorte la résurrection des lignées anciennes, permise par le protocole de Lenski, qui donne la réponse. Si l'évolution est rejouée, les clones bactériens choisis parmi ceux des 15 000 premières générations sont incapables de produire la

mutation Cit$^+$ alors que des clones plus récents le peuvent. Pour les auteurs, ces observations indiquent l'existence de variants génétiques apparus vers la 20 000e génération, événements qui conditionnent la venue de la mutation Cit$^+$. Il devient évident que l'adaptation qui permet d'utiliser le citrate ne résulte pas d'une seule mutation, d'une seule étape adaptative. Elle dépend aussi de variations situées bien en amont, souvent d'effet neutre. Moutinho et al., 2021 expriment autrement ces idées : les nouveaux gènes sont loin de leur optimum de fitness, leur potentiel éventuel ne pourra s'exprimer que grâce à l'apparition de nouvelles mutations. De plus, ces auteurs remarquent que l'histoire évolutive des gènes codant pour des protéines suit une trajectoire qui va vers un déclin de la fitness, les avantages procurés aux animaux ou aux plantes diminuent, ce qui rappelle les modifications affectant la fitness lors de son intervention et qui rendent son interprétation particulièrement délicate (Kooijman, 2000).

Beaucoup d'innovations sont liées à des événements brusques comme les duplications du génome qui permettent des changements de grande ampleur sans altérer la structure des organismes. D'autre part, jusqu'ici personne n'a pu montrer que l'axe principal de l'évolution organique au cours des temps géologiques, la complexification du vivant, était lié à un quelconque avantage induit par la complexité. Les réflexions de Walsh & Lynch (2018) reflètent ces hésitations lorsqu'ils écrivent que la fréquence de la sélection positive reste discutable. Ils ont publié une somme impressionnante (plus de 1400 pages) consacrée à l'évolution et la sélection des caractères du phénotype, la vocation encyclopédique de l'ouvrage est, sinon atteinte, du moins très proche de l'être. Pour la grande majorité des biologistes, l'évolution se résume à l'intervention de la sélection naturelle sur des variants génétiques. L'acceptation de la sélection naturelle comme la seule force pouvant expliquer tous les aspects de la biodiversité ne repose sur aucune réelle évidence, selon Lynch (2007). Il va jusqu'à écrire que ce principe ne diffère guère de l'évocation d'un désigneur intelligent. En vérité, les adaptations sont omniprésentes dans la nature et nul doute qu'elles témoignent de l'intervention de la sélection. Par exemple considérons l'anatomie du cœur, tous les détails (ou presque) de sa construction mènent à une circulation efficace du sang dans l'ensemble du corps. Mais revenons aux innovations majeures de l'évolution, l'apparition de la cellule eucaryote et celle des organismes pluricellulaires en particulier. Y a-t-il une impulsion dirigée par une fitness augmentée pour ces événements ? Peut-être mais cela reste à démontrer et les données disponibles indiquent plutôt le contraire. Lorsque la question rituelle liée à la sélection est posée « quels sont les avantages propres à ces événements », aucune réponse claire n'apparaît. Si l'on compare des

organismes simples comme les bactéries avec des formes plus complexes, aucune sorte d'augmentation de la fitness dans le passage de l'une à l'autre ne peut être décelée. Au contraire, ce passage semble défier les bases de la fitness car les bactéries ont des possibilités de reproduction uniques dans la biosphère et la taille énorme de leurs populations est une garantie contre l'extinction.

Les mêmes remarques s'appliquent à l'origine du sexe et à une autre composante fondamentale de l'évolution, la spéciation qui dépend en premier lieu de phénomènes aléatoires propres aux variations génétiques pouvant se manifester dans une sphère géographique isolée abritant une ou des populations de faible effectif.

Ceci nous ramène à l'effet des variations aléatoires dans l'évolution et plus précisément dans le génome. Rappelons que les forces à l'œuvre dans l'évolution sont les mutations, la dérive génétique, les recombinaisons et la sélection naturelle. Les trois premières forces citées sont non-adaptatives et de nature aléatoire. La sélection naturelle est adaptative et peut agir (ou non) sur les autres composantes de la variation, ceci dépend en grande partie de la taille des populations. Dans les populations de petite taille, la dérive génétique peut diriger l'évolution du génome (voir 6. 5. 2), la sélection naturelle agissant surtout dans le cadre de populations nombreuses, les différents allèles étant exposés plus longtemps à l'action de la sélection dans ce cas. La présence d'allèles neutres fixés de façon aléatoire dans des populations introduit une nouvelle source de variation génétique, ses effets sont le plus souvent neutres ou négatifs mais ils peuvent aussi induire de nouvelles combinaisons génétiques qui seront à l'origine de véritables innovations, inaccessibles par le jeu de la sélection. Ces processus sont non adaptatifs, ils s'affranchissent de la sélection qui, dans les populations de grande taille, a surtout un rôle dans la stabilisation des traits du phénotype autour d'une valeur moyenne variant peu (sélection stabilisatrice). Cette relaxation de la sélection naturelle a pu aussi faciliter l'intégration d'organismes différents dans un individu unique, à l'origine de la cellule eucaryote, étape cruciale dans l'essor de la complexité. Au niveau moléculaire, si l'influence de la sélection est faible relativement à la dérive génétique, ce qui est souvent le cas dans les populations de taille limitée, l'évolution suit une trajectoire neutre. Ces réflexions sont largement inspirées des travaux de Bruce Walsh et Michael Lynch, ce dernier étant président de la société génétique des USA.

Ainsi, des modèles d'évolution neutre ont été développés, aussi bien pour le génotype que pour la biodiversité et ils fournissent des prédictions précises qui peuvent être confrontées avec l'action supposée de la sélection naturelle. Les fonctions égalisatrices à l'œuvre durant l'évolution, trade-offs et variations de la fitness au cours des changements évolutifs, créent une base

solide pour les théories neutralistes.

La chronologie des événements qui jalonnent l'expansion d'organismes de plus en plus complexes, des premières bactéries aux métazoaires, mérite une certaine attention, bien que les espaces d'incertitude soient démesurés. Les premières bactéries et archées sont certainement déjà présentes durant l'Archéen – 4 Ga (milliards d'années) à - 2,5 Ga. Nous bornerons l'arrivée des métazoaires complexes aux faunes édiacariennes et à l'explosion cambrienne, c'est-à-dire la fin du Protérozoïque et le début du Cambrien (– 541 Ma à – 530 Ma). Les premiers organismes pouvant se rattacher aux bactéries ont été trouvés sous la forme de stromatolithes, dès l'Archéen, il y a 3,4 Ga. Les stromatolithes sont des structures binaires, en partie minérale (calcaire ou silice) et en partie biologique avec les cyanobactéries. Celles-ci appartiennent à un embranchement de bactéries capables de photosynthèse, improprement appelées « algues bleues ». Des datations plus anciennes ont été proposées pour les stromatolithes, - 3,7 Ga (Nutman et al., 2016) mais elles sont contestées. Rappelons que l'origine des premiers organismes vivants avec Luca est estimée entre - 4 Ga et – 3,8 Ga. La première innovation majeure après l'arrivée des bactéries et des archées, l'apparition des premières cellules eucaryotes ne se produit pas avant la limite Archéen-Protérozoïque (- 2,4 Ga). Cette période correspond à la « grande oxygénation » qui sera bientôt suivie par la glaciation de Huron. La grande oxygénation est considérée comme la première période d'extinction massive dans l'histoire de la terre, due au pouvoir toxique de l'oxygène sur les molécules organiques (voir 9. 6. 2). Les nouvelles cellules eucaryotes se diversifient et des fossiles d'algues eucaryotiques pluricellulaires sont reconnus vers - 1,2 Ga. Cependant, si l'on excepte le début et la fin du Protérozoïque, aucune véritable nouveauté évolutive n'intervient durant près d'un milliard d'années, d'où le nom de « boring billion, le milliard ennuyeux » dont cette période est souvent gratifiée.

La diversification des métazoaires eucaryotes n'intervient qu'à la fin du Protérozoïque, avec les faunes de l'Édiacarien vers – 541 Ma, après deux épisodes majeurs de glaciation « la terre boule de neige » qui surviennent vers – 0,7 Ga et qui se terminent avant la fin du Protérozoïque. La coïncidence entre deux épisodes de bouleversements majeurs de l'environnement et de deux innovations essentielles au développement de la complexité et de la biodiversité suscite notre attention. La grande oxygénation et les glaciations globales ont fatalement perturbé la biosphère, causant des extinctions de grande ampleur. Les populations ont été décimées, la taille des effectifs a dû s'effondrer, conditions très favorables, selon Lynch (2007) à la venue d'innovations décisives. Dans les populations de petite taille, les variations

génétiques aléatoires détaillées ci-dessus prennent le pas sur l'action de la sélection naturelle, souvent stabilisatrice. Ceci peut autoriser la fixation de variations génétiques inédites, improbables dans le cadre de la sélection et même opposées à la direction tracée par la fitness.

10. 6 « Biosphère, énergie et entropie »

Le thème de l'énergie a souvent été évoqué dans ce livre mais son importance dans l'évolution n'est peut-être pas estimée à sa juste mesure. Rappelons que l'entropie, i. e. la quantité d'énergie qui ne peut pas fournir de travail effectif dans un système, augmente fatalement dans un espace clos. Cette quantité d'énergie qui n'est mobilisable pour aucune fonction est considérée comme une mesure de l'instabilité d'un système : plus l'entropie augmente, plus le désordre s'installe dans le milieu. L'énergie nécessaire au fonctionnement de la vie augmente inévitablement l'entropie du système et cela d'autant plus que durant l'évolution, des premières cellules aux taxons les plus récents, c'est à une augmentation de la complexité que nous assistons, synonyme d'une augmentation de l'entropie. Il est aussi clair que la complexité n'est pas l'équivalent du progrès.

Schrödinger (1944) note que la biosphère défie la seconde loi de la thermodynamique qui veut que dans un système clos l'entropie est maximisée. Pourtant, le système vivant et son évolution sont aux antipodes du désordre, ils ont produit des plantes et des animaux aux structures hautement intégrées et ordonnées, synthétisées à partir d'atomes et de molécules libres dans l'atmosphère, l'eau ou le sol. L'organisation du vivant est maintenue grâce à un flux d'énergie extérieure qui, à la fois, augmente l'entropie du système global et autorise l'existence d'organismes de plus en plus complexes localement. Partant de ces principes, Schneider & Kay (1995) écrivent que la vie peut être vue comme une structure dissipant de l'énergie, ce qui maintient localement son organisation complexe au prix d'une augmentation globale de l'entropie dans l'environnement. Plus précisément, l'environnement terrestre n'est pas un système clos, il est exposé au rayonnement solaire, source d'énergie pour les organismes photosynthétiques puis, indirectement, pour les hétérotrophes. Ainsi, en accord avec les idées émises par Schrödinger (1944) dans son livre *What is life*, Kay (1984) et Schneider (1988) suggèrent que la vie s'est développée sur terre comme un moyen de dissiper le gradient d'énergie solaire et serait donc, ni plus ni moins, une manifestation de la seconde loi de la thermodynamique. Celle-ci, rappelons-le, stipule que la qualité de l'énergie dans un système se dégrade, l'entropie et donc le désordre augmente.

Une relecture des grands chapitres de l'évolution, autrement dit de la complexification des organismes, pourrait être tentée dans ce cadre, i. e., une augmentation des structures dissipatives de l'énergie dans le vivant. Les cellules eucaryotes sont plus grandes que les procaryotes, leur milieu intérieur est plus vaste et peut retenir plus d'énergie potentielle, des structures dédiées au stockage de l'énergie apparaissent, par exemple pensons aux **amyloplastes** des cellules végétales. Les premiers organismes pluricellulaires, si l'on en juge par l'exemple du Volvox, délimitent un nouveau milieu intérieur, cette fois extérieur aux cellules mais propre à l'individu, qualifié lui aussi pour conserver des substances porteuses d'énergie. La complexification des organismes, avec notamment les Bilateria, s'accompagne d'une complexification du milieu intérieur et l'apparition d'organes pouvant stocker l'énergie, tel le foie. Les végétaux ne sont pas en reste avec leurs bulbes, oignons, graines, entre autres. Les sociétés animales les plus étudiées (fourmis, abeilles, termites) sont axées sur la collecte et la conservation de matières énergétiques. Puis l'homme apparaît, le livre de Yuval Harari (2015) retrace les principales étapes de son histoire qui par certains aspects, peut s'interpréter comme une quête vers plus d'énergie, avec une véritable innovation, la dématérialisation des supports de l'énergie grâce à l'émergence du système monétaire. Dès lors, la production et la consommation d'énergie se trouvent démultipliées avec pour conséquence une augmentation inédite de l'entropie, synonyme d'instabilité et de désordre sur l'ensemble du globe. Nous y sommes, la terre restera-t-elle habitable ? Doit-on suivre Yves Paccalet (2013) et son essai *l'Humanité disparaîtra, bon débarras ?* L'enjeu est considérable, c'est peu dire, les premières manifestations funestes du changement sont maintenant perçues par tout un chacun, nul besoin d'errer autour des pôles ou de se frayer un chemin à travers la forêt amazonienne. Nous sommes submergés d'avertissements et de réprimandes, pendant ce temps la production d'énergie ne montre aucun signe de repli, bien au contraire. Serait-ce une manifestation de la seconde loi de la thermodynamique ? Dans ce cas, il reste peu d'espoir. C'est pourquoi je considère le présent chapitre comme un essai purement théorique, espérons-le, très éloigné de la réalité.

10. 7 « Conclusion »

Le message principal délivré ici peut se résumer comme suit. Beaucoup d'évolutionnistes assurent que ***tous*** les aspects de la biologie évolutive sont nécessairement le produit de la sélection naturelle. Ainsi Smocovitis (1996) voit dans la sélection naturelle le principe unificateur de la biologie évolutive

et même de l'ensemble de la biologie. Nous pensons que cette affirmation est loin d'être démontrée. L'universalité prêtée à la sélection naturelle, sous l'égide du Darwinisme, prévient le déploiement d'autres modes explicatifs et ceux qui apparaissent sont régulièrement déclassés et taxés d'anti-darwinisme. À l'exemple de l'écologie qui a su se remettre en cause (Lawton, 1999 : *Are there general laws in ecology*, y a-t-il des lois générales en écologie ?) et sortir de la logique rigide des communautés faites d'espèces, chacune adaptée à sa niche et tenant son rôle dans un ensemble ordonné et fonctionnel, la théorie de l'évolution doit aussi admettre la pluralité des causes dans la nature.

Les variations conservées au cours de l'évolution ne correspondent pas forcément à un avantage qu'elles pourraient apporter. Souvenons-nous des trois principes de Lewontin (1970) qui régissent la marche de l'évolution :

1. Une unité de sélection capable d'exprimer des caractères et de les maintenir durant leur existence et capable de les répliquer pour produire une autre génération des mêmes unités.

2. Des variations dans les traits, exposées par l'unité de sélection et héritables quand l'unité se réplique.

3. Un mécanisme de sélection, qui peut discriminer les variants et modifier la composition des populations de cette unité, en affectant soit leur survie soit leur fécondité.

Tout bien réfléchi, les deux premières propositions suffisent à générer l'évolution d'un système. Si une variation a lieu dans un groupe, disons plutôt chez un individu puisque c'est par l'intermédiaire du phénotype que l'avenir des mutations se joue, plusieurs résultats peuvent en résulter. En effet, quand le phénotype d'un organisme est modifié, les rapports de cet organisme avec son environnement ont aussi quelques chances de l'être. Les mutations défavorables, certainement les plus nombreuses, sont la plupart du temps éliminées des populations par la sélection stabilisatrice. Les mutations favorables persistent, elles sont sélectionnées et se répandent dans la population. Si la mutation ne procure aucun avantage tangible mais n'a pas non plus d'effets réellement négatifs elle peut aussi se maintenir et même diffuser dans la population, surtout dans le cas de petites populations, il suffit que les individus portant le nouveau phénotype puissent s'insérer dans la trame de la biosphère. Ceci est d'autant plus vrai que la valeur adaptative d'une mutation se modifie en fonction de sa fréquence dans la population. D'autre part, la diversité de la biosphère est telle qu'il existe de multiples opportunités pour des variants neutres d'y trouver leur place. Les changements des conditions rencontrées dans le milieu sont aussi autant d'occasions favorisant la venue d'organismes nouveaux, issus de formes plus

anciennes. Ils peuvent être plus complexes mais en aucune manière supérieurs à leurs ancêtres (*from it not above it* selon Gould).

McShea & Brandon (2010) ne disent rien d'autre avec leur principe du « *zero-force evolutionary law*, *ZFEL* » qui s'exprime ainsi : « Dans tout système évolutif, dans lequel il y a des variations transmises par l'hérédité, il y a une tendance à l'accroissement de la diversité et de la complexité, toujours présente, qui peut être favorisée ou contrariée par la sélection naturelle avec d'autres forces et contraintes permettant la stabilisation des états complexes. » Cependant, l'expression « il y a une tendance à l'accroissement de la complexité » évoque des idées plutôt surannées menant aux concepts d'**orthogenèse** ou de **téléologie** qui supposent une direction prédéterminée à l'œuvre dans l'évolution. Ces conceptions sont aujourd'hui largement discréditées, tout au moins lorsqu'il s'agit d'évolution. Mais si l'on tient compte de l'augmentation de l'entropie des systèmes, suivant la deuxième loi de la thermodynamique, une explication rationnelle de l'accroissement de la complexité dans la biosphère se dessine comme nous l'avons vu plus haut.

La biosphère est composée d'une myriade d'individus, tous porteurs de variations génétiques, ce qui multiplie les occasions de fixer un changement, qu'il soit neutre ou bénéfique, pourvu que les bases du système ne changent pas, l'unité du support biochimique en premier lieu. Reste le problème de la complexité. L'histoire de la cellule telle que la conçoit Woese (2002) offre de nouvelles perspectives. Chez les premières cellules procaryotes, d'organisation relativement simple, la dynamique des changements est dominée par les échanges horizontaux de gènes entre formes peu ou pas apparentées. Les innovations évolutives qui ont stabilisé l'architecture des cellules procaryotes et eucaryotes, telles que nous les connaissons aujourd'hui, n'ont pu intervenir que dans un contexte d'échanges génétiques généralisés. Selon l'expression de Woese, seules des nouveautés partagées entre un collectif d'entités simples ont pu produire les innovations requises (au niveau des enzymes cellulaires par exemple), celles qui ont permis la mise en place du monde bactérien et le déploiement de la complexité. Il ajoute que ces innovations structurantes pour l'ensemble de la biosphère et hautement conservées au cours de l'évolution ne pourraient plus apparaître dans le contexte de variations génétiques limitées associées aux lignées actuelles. Ainsi Woese reconnaît une limitation des possibilités de variations génétiques au cours de l'évolution, en parallèle avec la complexification des organismes. Je suggère ici que cette orientation est une tendance fondamentale qui suit le développement de la complexité biologique et la reproduction sexuée en est le principal moteur. La limitation des possibilités de variations paraît contradictoire et ressemble à une hérésie dans le contexte de l'évolution.

Cependant, nous pensons que les organismes complexes sont à la fois robustes et fragiles, ils peuvent supporter des variations mais d'ampleur limitée, telles celles qui interviennent dans le pool génétique d'une espèce.

À rebours de ce qu'écrivait le prince Tomasi di Lampedusa dans son palais Sicilien, ces réflexions nous rappellent qu'en évolution, « rien ne change pour que tout change. »

Index

Abyssal : en géographie, le domaine abyssal se trouve dans les parties les plus profondes des océans (– 4000 m à – 6000 m).

Acariens : petits animaux appartenant à la classe des arachnides. Certaines espèces sont parasites, les tiques étant les plus connues.

Accouplement assortatif : stratégie d'accouplement dans laquelle des individus ayant des phénotypes proches s'accouplent plus fréquemment que ce qui pourrait être attendu dans un modèle d'accouplement aléatoire. L'accouplement assortatif lié à la taille est répandu dans de nombreuses espèces d'invertébrés et de vertébrés. Il augmente la parenté génétique au sein d'une population, avec le risque d'une accumulation d'allèles récessifs nuisibles.

Acritarches : microfossiles connus depuis près de 1800 millions d'années. Le terme d'acritarche ne désigne pas une classe particulière d'organismes mais plutôt tout reste de microfossile qui ne peut pas être attribué à un groupe précis.

ADN polymérase : enzyme faisant partie d'un complexe enzymatique intervenant dans la réplication de l'ADN au cours du cycle cellulaire mais aussi dans les processus de réparation et de recombinaison de l'ADN

Aérobie : le métabolisme des organismes aérobies dépend de la présence d'oxygène dans le milieu et sans cet élément ils ne peuvent survivre

Allèle : chacune des versions possibles d'un même gène ; il existe généralement quelques allèles pour chaque gène.

Allèles « auto-stop » (auto-stop génétique ou hitchhiking) : processus par lequel un allèle augmente sa fréquence dans le génome de par sa liaison avec un autre gène soumis à une sélection positive, alors que l'allèle auto-stop n'est

pas lui-même sujet à cette sélection. La proximité sur un chromosome permet aux gènes auto-stop d'être entraînés dans un balayage sélectif permis par un gène avantageux présent alentour.

Allèle fixé : un allèle fixé est un allèle qui est le seul variant qui existe pour un gène dans toute une population. Il est donc homozygote pour tous les membres de la population.

Allopatrie : condition des espèces qui ont des aires de répartition géographique disjointes. La spéciation allopatrique résulte de la séparation géographique de deux populations avec comme résultat l'impossibilité pour les membres des deux populations de se reproduire entre eux. Cette situation conduit à la divergence des populations, les flux génétiques entre les deux populations se tarissent, chacune évolue de son côté et si l'isolement est suffisamment avancé, les deux populations remises en contact ne se reproduisent plus entre elles car leurs génomes sont devenus trop différents. Il ne s'agit plus alors de populations mais de deux espèces, obtenues par spéciation allopatrique.

Amyloplaste : Désigne un organite spécifique des cellules végétales, spécialisé dans le stockage de l'amidon. Il est présent notamment dans les cellules des organes de réserve de la plante.

Anaérobie : un organisme anaérobie a un métabolisme qui ne dépend pas de la présence d'oxygène. Anaérobie signifie existant en l'absence d'oxygène, par opposition à **aérobie** qui veut dire existant uniquement en présence d'oxygène.

Anagenèse : évolution lente et graduelle d'une espèce, d'une lignée unique qui se transforme progressivement pour donner naissance à une nouvelle espèce sans qu'il y ait ramification, il n'y a aucune augmentation de la diversité. L'espèce descendante remplace l'espèce ancestrale dans la continuité. Terme dû à Bernhard Rensch qui a aussi utilisé celui de **cladogenèse**.

Aneuploïdie : condition dans laquelle une cellule ne possède pas le nombre normal de chromosomes.

Anoxique (milieu) : l'environnement est dit anoxique lorsqu'il est appauvri ou dépourvu d'oxygène

Apomorphie : caractère différent de l'état primitif, différent du caractère ancestral ou **plésiomorphe** dont il dérive. On parle aussi de caractère dérivé. Par exemple, la lactation est une apomorphie des mammifères, comme la plume en est une des oiseaux et dans ce cas le caractère ancestral dont dérive la plume est l'écaille des reptiles. En principe, seules les apomorphies sont utiles pour établir des phylogénies. S'oppose à caractère plésiomorphe.

Apoptose : l'apoptose ou mort cellulaire programmée est le processus par lequel les cellules déclenchent leur autodestruction en réponse à un signal, elle est en équilibre constant avec la prolifération cellulaire.

ARN messager (ARNm) : molécule d'ARN, consistant en un simple brin qui est une copie d'une portion d'ADN correspondant à un ou plusieurs gènes. L'ARNm constitue un intermédiaire entre le génome et la formation des protéines. Après certaines modifications, l'ARNm passe dans le cytoplasme où il est traduit en protéines par les ribosomes. Cette découverte fondamentale est liée aux travaux de Jacob & Monod (1961).

Autotrophe : organisme capable de former ses propres composants organiques à partir d'éléments minéraux, comme les végétaux chlorophylliens. Voir hétérotrophe pour des organismes qui en sont incapables.

Bathyal : se dit des fonds océaniques de la pente continentale et de la pente douce qui mène au domaine abyssal jusqu'aux environs de – 3500 m.

Benthique : la zone benthique est située près du fond des lacs ou des mers, elle abrite le benthos, i. e. l'ensemble des organismes aquatiques vivant à proximité du fond.

Bet-hedging : stratégie de minimisation des risques, liée à l'écologie évolutive, permettant de surmonter des situations de stress biotiques ou abiotiques, notamment à travers des comportements liés à la reproduction et à la dynamique des populations. Cette minimisation du risque est liée au caractère aléatoire de l'environnement.

Bilateria : animaux à symétrie bilatérale, au moins au stade larvaire. La symétrie bilatérale définit des axes de polarité transversaux (gauche, droite), antéro-postérieurs et dorso-ventraux.

Biogénique : 1 – qui est produit par des organismes vivants. 2 – qui engendre la vie ou la favorise.

Biome : c'est une unité écologique qui fait référence à une vaste zone géographique partageant des conditions (e. g. climat, faune et flore) similaires ou proches.

Biosphère : terme qui réunit l'ensemble des êtres vivants et leur milieu de vie, donc la totalité des écosystèmes terrestres.

Bivalent : paire de chromosomes homologues appariés (tétrade) lors de la première prophase de la méiose. Les chromosomes homologues sont maintenus ensemble par au moins un croisement d'ADN.

Bottom-up effect : dans cette représentation, la transmission de l'énergie dans les différents niveaux du réseau trophique est contrôlée par la population des producteurs primaires à la base du réseau, i. e. les organismes photosynthétiques et les décomposeurs de la matière organique. Au fond, l'effet bottom-up dirige la totalité de la biosphère mais localement d'autres dynamiques entrent en jeu, telles que l'effet top-down (voir **top-down effect**).

Canal sodium : c'est un canal ionique spécifique aux ions sodium. Il est responsable, entre autres, de la dépolarisation du neurone et de la myosite (cellule musculaire), de la propagation du signal nerveux et de l'activité électrique du myocarde. Dans le monde vivant, l'échange entre les ions sodium et potassium à travers une membrane (canal sodium) est au cœur de phénomènes électrophysiologiques majeurs (influx nerveux, contraction musculaire…).

Catalyse : accélération ou ralentissement d'une réaction chimique sous l'effet d'une substance (catalyseur) qui ne subit elle-même aucune transformation.

Céphalochordés : ils sont couramment appelés Amphioxus (*Branchiostoma lanceolatum*), ils font partie du phylum des Chordata, tout comme les vertébrés. Parmi les caractères qui les unissent à l'ensemble des Chordata et donc aux vertébrés, on compte la présence d'une corde nerveuse dorsale. Ces animaux marins ne mesurent que quelques centimètres et se nourrissent grâce à un système de filtration. Quelques représentants fossiles des Céphalochordés sont connus dont *Pikaia*, conservé dans les Burgess Shale

de Colombie-Britannique au Canada, datant de la période cambrienne.

Chémotrophique : désigne les réactions chimiques d'oxydo-réduction fournissant de l'énergie à des organismes appelés Chémotrophes (ou plus justement chémoautotrophes). Ces organismes n'utilisent pas l'énergie solaire, ils peuvent utiliser des sources d'électrons comme l'hydrogène sulfide, le fer ferreux, l'hydrogène moléculaire et d'autres éléments réducteurs.

Chert : en géologie un chert (en anglais) ou une chaille (français) est une concrétion silicifiée au sein de roches calcaires (exemple, les silex).

Chiasma : point de contact, lien physique, entre deux chromatides appartenant à des chromosomes homologues. Au niveau de ce point de contact, un échange de matériel génétique peut intervenir entre deux chromatides, à l'origine de recombinaisons génétiques.

Chironomidae : ce sont des insectes de petite taille, apparentés à la famille des Diptères. Ressemblant beaucoup à des moustiques, ils sont communément confondus avec ces derniers. La larve de chironome, de mœurs aquatiques, filtre l'eau pour recueillir des particules en suspension, elle est bien connue sous le nom vernaculaire de ver de vase et elle constitue une source importante de nourriture pour les poissons.

Chloroplaste : organites présents dans le cytoplasme des cellules eucaryotes photosynthétiques, ils contiennent la chlorophylle qui transfère l'énergie solaire vers des molécules d'eau et permet la transformation du carbone de l'atmosphère en carbone organique.

Chordata (ou cordés) : embranchement d'animaux bilatéraliens. Leur nom provient d'un organe particulier, la notocorde, une lame cartilagineuse, alignée antéro-postérieurement du côté dorsal de l'animal. Ce serait la forme la plus élémentaire d'un endosquelette (squelette interne), précurseur de celui des vertébrés qui sont aussi rattachés aux Chordata.

Chromosome : le chromosome est un élément microscopique constitué d'une molécule d'ADN et de protéines (histones). Il porte les gènes, support de l'information génétique, il est transmis des cellules mères aux cellules filles lors des divisions cellulaires. L'ensemble du génome est réparti sur plusieurs chromosomes, 46 chez l'homme.

Chromosomes homologues : paire de chromosomes qui portent les mêmes gènes avec quelques variations de séquences (voir allèle). L'un contient l'ADN maternel, l'autre l'ADN paternel. Les chromatides sont similaires en longueur et les gènes ont la même position sur les deux chromosomes.

Cladogenèse : désigne le processus évolutif aboutissant à l'apparition de nouvelles espèces par la scission d'une lignée ancestrale en au moins deux lignées filles. L'espèce souche peut se perpétuer dans une des deux lignées filles.

Clone : ensemble des individus issus, par voie asexuée, d'un seul individu qui s'est divisé. Tous les membres du clone possèdent le même patrimoine génétique, celui du fondateur.

Coefficient de sélection : mesure quantitative de l'intensité de la sélection subie par un génotype donné (communément dénoté *s*). C'est une mesure de la différence de **fitness relative** entre des allèles. Soit deux allèles A et B avec une fitness relative de Wa et Wb, respectivement. Si Wa = 1 et Wb = 1 + *s*, dans ce cas *s* mesure l'avantage en fitness de B ($s > 0$) ou un désavantage ($s < 0$). Par exemple, l'allèle de la tolérance au lactose s'est répandu depuis une fréquence très faible jusqu'à une fréquence très haute chez les populations scandinaves adeptes de l'élevage, cela en moins de 9000 années. Le coefficient de sélection est donc ici positif, il est estimé entre 0,09 et 0,19. Valeurs assez faibles, semble-t-il, mais suffisantes avec le temps pour que l'allèle en question s'accumule dans la population jusqu'à une fréquence proche de la fixation.

Conjugaison : en génétique, la conjugaison est un phénomène observé chez les bactéries qui aboutit au transfert d'informations génétiques d'une bactérie à une autre.

Contrainte en évolution : la contrainte en biologie évolutive peut-être comprise comme une entrave à une évolution dans certaines directions ou empêchant certaines trajectoires évolutives.

Crossing-over : c'est un échange de matériel génétique entre chromosomes d'une même paire (homologues). Il a lieu lors de la première division de la méiose, la prophase 1. Des zones de contact, les chiasmas, apparaissent entre les deux chromosomes homologues et des échanges d'ADN interviennent

entre les chromosomes. Le résultat est un brassage des allèles qui contribue à la diversité génétique car les gamètes portent des combinaisons de gènes différentes de celles des parents.

Délétion : désigne la perte de matériel génétique sur un chromosome.

Dérive écologique (ecological drift) : la dérive écologique fait référence aux fluctuations aléatoires de la taille des populations. Celles-ci résultent de l'équivalence écologique entre les espèces, les unes sont favorisées dans certaines circonstances, les autres le sont dans un contexte différent, l'équivalence naissant des probabilités liées à ces variations.

Dérive génétique : modification de la fréquence des allèles au sein d'une population, causée par des événements aléatoires et donc imprévisibles. La théorie de la dérive génétique a été établie par Motoo Kimura (1968).

Diagnose (d'une espèce) : ensemble des caractères, morphologiques et/ou génétiques, permettant de différencier et d'isoler un taxon, une espèce, actuelle ou fossile de l'ensemble des espèces déjà décrites.

Diapause : période du développement d'un organisme, au cours de laquelle il réduit ses activités et sa dépense énergétique, il est en vie ralentie. Ce phénomène est génétiquement déterminé et il offre une réponse aux variations de l'environnement.

Dichromatisme : propriété au sein d'une même espèce de présenter deux types de coloration à l'état naturel sous l'effet de variations génétiques. S'oppose au monochromatisme.

Diploïde (diploïdie) : se dit d'une cellule (ou d'un individu) lorsque les chromosomes qu'elle contient sont présents par paires (chromosomes homologues). Ce concept est opposé à celui d'haploïde, terme désignant les cellules avec des chromosomes en simple exemplaire.

Diversité alpha (α diversity) : en écologie, c'est la diversité spécifique dans un site local. Peut aussi désigner la moyenne de la diversité obtenue dans plusieurs sites locaux.

Duplication : la duplication génétique est une copie accidentelle de tout ou partie du génome. La duplication de l'ADN peut aussi désigner la copie de la

séquence d'ADN avant la division cellulaire

Ebony (e) : gène de la drosophile, situé sur le chromosome III, intervient dans la couleur du corps (noir prononcé).

Écomorphes : types ou espèces fréquentant des habitats similaires, ayant la même morphologie et les mêmes habitudes mais pas forcément étroitement apparentés (ou proches phylogénétiquement). Cette convergence peut être attribuée à l'adaptation à des milieux similaires (Voir Williams, 1972 ; Losos, 2009).

Ectotherme : se dit d'animaux qui ne régulent pas leur température interne de façon précise, à l'opposé des mammifères par exemple. Leur température fluctue, dans certaines limites, avec les changements de la température extérieure. S'oppose à endotherme.

Effet Allee : L'effet Allee s'observe dans des populations à faible ou très faible effectif, la croissance de la population diminue ou s'arrête et au-delà d'un seuil critique elle peut disparaître. Plusieurs causes sont évoquées, la difficulté pour rencontrer un partenaire de sexe opposé chez les organismes sexués lorsque le nombre d'individus devient très faible et des effets délétères dus à la consanguinité (Allee, 1931).

Effet fondateur : modèle de spéciation dû à Mayr (1954, 1963) qui propose que la colonisation d'un nouvel habitat par quelques individus favorise les variations génétiques et l'évolution vers de nouvelles espèces.

Effet de masse : désigne, en écologie, des phénomènes causés par une population de taille importante dans un milieu (source), voire une surpopulation qui peut amener une pénurie temporaire des ressources et la migration d'individus vers des zones qu'ils repeuplent, bien que ces nouveaux milieux (puits) soient moins favorables à la survie de la population.

Effet de secours (ou de sauvetage, rescue effect) : ce processus explique comment la migration d'individus peut assurer la persistance de populations de petites tailles. Cet effet est lié à la dynamique des métapopulations et aussi aux phénomènes **d'effet de masse**.

EGF facteur de croissance épidermique : polypeptide de 53 acides aminés, il stimule la prolifération des cellules qui contribuent à la cicatrisation.

Électrocytes : cellules électriques hautement spécialisées et capables de produire des décharges électriques. Elles sont présentes chez les poissons électriques et sont dérivées de cellules musculaires.

El Niño : phénomène climatique et océanographique impactant surtout l'Océan Pacifique et qui affecte gravement les températures et la pluviosité en Australie et sur la côte Ouest de l'Amérique du Sud.

Embryogenèse : formation d'un organisme pluricellulaire, végétal ou animal, de la cellule œuf (zygote) à un être vivant autonome. Cette formation résulte de la réalisation du programme génétique inscrit dans les chromosomes de l'œuf fécondé (zygote).

Enallagma : genre de libellule (voir *Ischnura*).

Endémique (espèce) : une espèce animale ou végétale qui est présente sur un territoire limité et qui ne se trouve, en principe, nulle part ailleurs.

Endergonique : une réaction chimique endergonique est une réaction qui nécessite un apport d'énergie extérieure pour se réaliser. Cette réaction est donc non-spontanée, une force extérieure est nécessaire à sa réalisation. Par exemple, la photosynthèse chez les végétaux, qui donne naissance aux molécules organiques, demande un apport d'énergie extérieure, l'énergie solaire dans ce cas (voir aussi exergonique).

Enroulement hétéromorphe (chez les ammonites) : la coquille de la majorité des ammonites présente un enroulement dans un plan, avec des tours jointifs. Chez les ammonites hétéromorphes, l'enroulement peut devenir non jointif (ammonites déroulées) et se développer dans trois dimensions (e. g. genre *Niponnites*).

Entropie : terme dû à Rudolf Clausius, il s'agit d'une fonction exprimant le principe de dégradation de l'énergie, l'augmentation du désordre ou l'imprédictibilité du comportement d'un système. La fonte de la glace dans une pièce chaude est un exemple d'augmentation de l'entropie, avec une augmentation du désordre dans les molécules d'eau.

Enzyme : protéine qui agit comme catalyseur de réactions chimiques, notamment dans les cellules. Les catalyseurs sont des substances qui

augmentent la vitesse d'une réaction chimique.

Épifaune : concerne les animaux aquatiques vivant sur le fond, en eau douce ou en mer. L'épifaune est adaptée à vivre sur la surface de substrats vivants.

Epigenesis : théorie du développement qui propose que l'embryon primitif soit indifférencié.

Épissage : chez les eucaryotes, l'épissage est un processus par lequel des séquences d'ARN peuvent subir des étapes de coupure et de ligature.

Épistasie : désigne l'interaction existant entre deux ou plusieurs gènes. L'effet d'une mutation sur un gène dépend de la présence ou de l'absence de mutations sur un ou plusieurs autres gènes.

Espace morphologique : moyen d'analyse de la diversité morphologique d'un ensemble d'organismes, grâce auquel les ressemblances et différences entre organismes sont directement lisibles et quantifiables.

Espèces cryptiques : groupe d'espèces qui, sur le plan de la morphologie, ne présentent aucune différence permettant de les distinguer. Par contre, elles ne se reproduisent pas entre elles conformément au modèle imposé par la définition biologique de l'espèce. D'un point de vue génétique, leurs séquences d'ADN comportent des différences notables. Notons que le vocable espèce cryptique désigne aussi des organismes cavernicoles qui n'ont donc rien à voir avec la première définition donnée ici.

Espèces sœurs : ce terme a été introduit par E. Mayr (1942), il désigne des espèces proches phylogénétiquement, qui exposent peu ou pas de différences morphologiques ce qui peut les rapprocher des espèces cryptiques.

Esters cycliques : en chimie organique, un ester est un dérivé d'acide carboxylique. Ce composé se caractérise par un groupe comprenant un carbone entouré de deux chaînes carbonées et relié simultanément à un oxygène par une double liaison et à un second oxygène par une liaison simple. Les esters sont très répandus dans la nature, notamment dans les corps gras. Les esters cycliques sont appelés lactones.

Étage (stratigraphique) : subdivision d'une série géologique, de strates qui

correspondent à une période, un âge donné dans l'histoire de la terre. Par exemple, le Bajocien est un étage du Jurassique qui correspond à un âge compris entre -172 et -168 millions d'années.

Eubacteria (ou eubactéries) : groupe majeur chez les procaryotes. Les eubactéries forment un des trois clades qui divisent le monde vivant, les deux autres étant les archées (un autre groupe de procaryotes) et les **eucaryotes**. Pour certains spécialistes, les eubactéries ne sont pas un groupe **monophylétique** mais une réunion paraphylétique de clades non étroitement apparentés.

Eucaryotes : domaine qui regroupe tous les organismes, unicellulaires ou multicellulaires, qui possèdent un noyau et des organites spécialisés comme les mitochondries chez les aérobies. Les eucaryotes rassemblent trois grands règnes du vivant, les animaux, les végétaux et les champignons. Les eucaryotes unicellulaires sont souvent regroupés sous le terme de protistes.

Eugénisme : peut être désigné comme l'ensemble des méthodes et pratiques visant à sélectionner les individus d'une population en se fondant sur un ensemble de caractères ou sur leur patrimoine génétique et à éliminer les individus n'entrant pas dans un cadre de sélection prédéfini.

Euthérien : classe de mammifères thériens, définie par le mode de gestation où l'embryon se développe entièrement dans le corps de la mère et se trouve alimenté par le placenta.

Évolution convergente : on parle de convergence lorsque des mécanismes évolutifs conduisent à l'acquisition de traits physiques, physiologiques ou comportementaux similaires au sein de lignées différentes, parfois éloignées. Un exemple classique concerne les ichtyosaures, reptiles marins de l'ère secondaire et les dauphins actuels.

Exergonique (réaction) : réaction chimique qui libère de l'énergie au cours de sa réalisation, elle s'accomplit sans apport énergétique (voir endergonique).

Exon : un exon est une partie d'un gène qui code une partie d'un ARN mature, l'ensemble de cet ARN étant codé par le gène en question. Le terme exon se réfère à la fois à une séquence d'ADN incluse dans un gène et aussi à la séquence correspondante dans l'ARN transcrit.

Facteur de transcription : désigne une protéine nécessaire à l'initiation ou à la régulation de la transcription d'un gène.

Fécondation : fusion des gamètes (en général mâle et femelle) en une cellule unique appelée zygote.

Fitness relative : elle détermine des changements dans la fréquence des allèles au cours de l'évolution. Elle indique des changements dans la dominance de certains allèles (ou génotype) par rapport à d'autres. Une expression mathématique de la fitness relative n'est appropriée que si deux conditions sont remplies : la population doit être en équilibre démographique et la condition des individus doit varier, soit pour le nombre de naissances, soit pour la mortalité mais pas pour une combinaison de ces traits. Une approximation largement utilisée dans l'estimation de la fitness est celle de la fitness totale durant la période de vie de l'individu, soit le nombre total de descendants qu'il produit (Lande & Arnold, 1983).

Fixation de mutations (ou d'allèles) : en génétique des populations, la fixation d'une mutation est un changement du génome, d'une situation où il existe au moins deux variants pour un gène particulier (allèles) dans une population vers une situation où un seul des allèles subsiste (allèle fixé, établi avec une fréquence de 100 % dans la population).

Fonctionnalisme (ou adaptationnisme) : théorie de la biologie de l'évolution qui explique que toutes les structures des organismes et du monde vivant sont le résultat d'adaptations définies par la sélection naturelle, dans une vision purement darwinienne.

Francevillien : série de roches sédimentaires situées au Gabon dont l'âge se situe entre - 2400 et – 2100 millions d'années. Connu pour avoir livré de nombreux fossiles dont des stromatolithes et ce qui pourrait être les premiers eucaryotes pluricellulaires.

Fusion Robertsonienne (ou translocation Robertsonienne) : cette fusion combine les bras longs de deux chromosomes en un seul chromosome. Les bras courts sont généralement perdus.

Fynbos Sud-Africain : formation végétale développée dans la région du Cap en Afrique du Sud. C'est le plus petit des six grands domaines floraux

définis dans le monde. On dénombre 8700 espèces, dont 68 % sont endémiques à la région. Celle-ci représente 6 % de la surface de l'Afrique du Sud et compte pour près d'un tiers de sa richesse forale. Paradoxalement, une telle richesse s'est développée sur des sols notoirement infertiles.

Gamètes : cellule reproductrice mâle ou femelle qui contient généralement un seul jeu de chromosomes (**haploïde**). Ces cellules sont spécialisées dans la fécondation (fusion de deux gamètes), elles participent à la reproduction sexuée en réalisant le passage entre la phase haploïde et la phase diploïde lors de la fécondation.

GC biais : le taux de GC d'une séquence d'ADN est défini comme la proportion de bases dans cette séquence étant soit une cytosine (C), soit une guanine (G). Le taux de GC n'est pas homogène, autant entre les espèces qu'au sein du génome d'une espèce. Des régions riches en GC tendent à apparaître dans le génome (GC biais). Par exemple, les télomères (régions à l'extrémité d'un chromosome) sont riches en GC. Des théories cherchent à expliquer ce biais, particulièrement marqué chez les vertébrés, dont les mammifères. Ainsi l'adaptation à l'homéothermie chez les mammifères et les oiseaux serait une adaptation liée à la présence du biais GC. Mais peu d'éléments viennent appuyer cette thèse et ceux que l'on connaît restent très discutables. La théorie neutraliste serait la plus pertinente ici.

Gène homéobox : voir hox-complexes

Génome : c'est l'ensemble du matériel génétique d'une espèce, codé dans son ADN (acide désoxyribonucléique), à l'exception de certains virus dont le génome est constitué d'ARN (acide ribonucléique). Il contient en particulier tous les gènes codant des protéines.

Géosphère : la géosphère se rapporte aux parties plus ou moins solides du globe terrestre, magmas inclus.

Germen : ensemble des cellules reproductrices d'un être vivant et des éléments qui leur donnent naissance. Les autres cellules de l'individu sont appelées soma.

Globines : protéines entrant dans la composition de l'hémoglobine du sang. Ce sont des protéines globulaires dont on pense qu'elles forment une famille de protéines et qu'elles partagent un ancêtre commun.

Gradualisme : en biologie, cette théorie assume que les changements viennent progressivement, par petites étapes qui ajoutées les unes aux autres au cours du temps peuvent expliquer la diversité biologique. Conception qui rejoint la théorie synthétique de l'évolution.

Haploïde : voir diploïde.

Hardy-Weinberg (loi de) : théorie relative à la génétique des populations qui postule qu'au sein d'une population il s'établit un équilibre de la fréquence des allèles d'une génération à l'autre. Autrement dit, les fréquences alléliques restent constantes d'une génération à l'autre. Plusieurs hypothèses interviennent pour que l'équilibre existe, notamment la population doit être de taille infinie, les gamètes se rencontrent au hasard et ceci en l'absence de mutation, de migration et de sélection naturelle. Ces conditions sont très rarement réunies, d'où la question de l'utilité de la loi de Hardy-Weinberg. De fait, elle constitue une hypothèse neutre pour l'évolution du génome, si elle n'est pas observée, la population peut être soumise à la sélection naturelle ou à d'autres mécanismes.

La démonstration de cette loi se trouve dans tous les ouvrages classiques traitant de l'évolution (e. g. Ridley, 1993 ; Barton et al., 2007).

Hermaphrodisme : disposition dans laquelle un individu présente à la fois des organes mâles et femelles. Ce concept s'applique à la fois à la botanique et à la zoologie.

Hétérotrophe : organisme qui se nourrit de substances organiques produites par d'autres organismes, il ne peut effectuer lui-même la synthèse de ses constituants (opposé à autotrophe).

Hétérozygote (hétérozygotie) : un organisme est hétérozygote pour un gène quand il possède deux allèles différents de ce gène : les deux copies du même gène, les allèles, chacun porté par l'un des deux chromosomes homologues d'une paire, sont différents. La situation inverse, avec deux allèles semblables correspond à l'homozygotie.

Homéostasie : stabilisation de certaines caractéristiques physiologiques chez les organismes vivants.

Homéotherme : désigne des organismes, essentiellement des animaux, qui

gardent une température constante, indépendamment du milieu extérieur. Animaux à sang chaud est une appellation courante donnée à cet état. Les organismes dont la température interne varie avec celle du milieu extérieur sont qualifiés d'hétérothermes ou poïkilothermes.

Homéotique : les gènes homéotiques déterminent l'identité de chaque segment d'un animal : par exemple, chez la drosophile, ils contrôlent l'apparition de pattes, d'antennes ou de balanciers suivant les segments du corps. Si une mutation affecte un gène homéotique, des organes bien formés peuvent apparaître mais à un mauvais endroit du corps, par exemple des pattes à la place des antennes (mutation Antennapedia).

Homologies : le mot est employé dans plusieurs domaines de connaissance. En biologie de l'évolution, il désigne le même caractère observé dans plusieurs espèces différentes mais hérité d'un ancêtre commun. Sa fonction ne sera pas forcément la même dans ces espèces. On parle aussi, en biologie cellulaire, de l'homologie des chromosomes d'origine paternelle et maternelle, les chromosomes homologues de chaque origine se réunissant au moment de la méiose.

Homoploïde (population) : individus d'origine hybride, qui se reproduisent entre eux et qui conservent le même nombre de chromosomes que les individus parents avec lesquels ils ne peuvent se reproduire. En d'autres termes, un hybride homoploïde issu de deux parents diploïdes sera lui aussi diploïde mais ne pourra pas se reproduire avec les individus parents.

Homozygote : voir hétérozygote

Hox complexes (hox gènes) : les gènes Hox sont impliqués, lors du développement embryonnaire, dans la détermination de l'identité des segments morphologiques disposés le long du corps sur l'axe antéro-postérieur. Les gènes Hox ne font que définir l'identité cellulaire mais ne participent pas à l'élaboration de cette identité. Autrement dit, ils déterminent le plan d'organisation d'un être vivant, la place relative des organes selon des axes de polarité.

Hybridation (en biologie évolutive) **:** croisement entre deux individus appartenant à des espèces différentes, animales ou végétales. Si ces croisements concernent des formes relativement proches phylogénétiquement (relevant du même genre par exemple), on peut obtenir des individus

hybrides, stériles la plupart du temps chez les animaux mais souvent fertiles chez les végétaux. Le ligron (lion x tigresse) et la mule (âne x jument) sont les exemples toujours cités d'hybrides stériles chez les animaux. Dans certains cas, l'hybridation peut conduire à la formation d'une nouvelle espèce.

Hypsodontie : fait, pour les mammifères, d'avoir des dents avec une couronne haute et une croissance prolongée ou continue des dents. Les mammifères hypsodontes se recrutent chez les herbivores dont l'alimentation contient des fibres ou des minéraux.

Insertion : en génétique, il s'agit d'une mutation caractérisée par l'addition (enchâssement) de matériel génétique dans un chromosome.

Introgression : flux de gènes d'une espèce vers une autre d'ascendance proche à la suite d'hybridations répétées.

Intron : ce sont des régions non-codantes dans la séquence d'ADN d'un gène. Ils séparent les régions codantes du gène (**exons**). Les introns sont transcrits dans la séquence d'un ARN précurseur et éliminés ensuite par un processus d'excision. L'ARN mature ne contient donc pas d'introns. Les introns sont donc des régions non-codantes du génome par opposition aux exons.

Inversion : mutation génétique caractérisée par le renversement bout à bout d'une portion d'ADN (de chromatide) sur un chromosome. Inversion paracentrique : dans ce type d'inversion le centromère n'est pas inclus, dans les inversions péricentriques le centromère est impliqué.

Ischnura : espèce de libellule (ordre des Odonates) qui s'observe près des eaux courantes ou stagnantes. Ce sont de grands insectes prédateurs. Noms vernaculaires : agrion ou demoiselle.

Isoenzyme : enzymes qui catalysent la même réaction chimique mais ayant des structures différentes. Ces formes présentent des vitesses de réaction et des propriétés de régulation distinctes.

Jeu à somme nulle : il s'agit d'un jeu où la somme des gains et des pertes de tous les joueurs est égale à zéro. Cela signifie donc que le gain de l'un est une perte pour l'autre.

Ligne de suture (chez les ammonites) : l'intérieur de la coquille des

ammonites est cloisonné, ce qui détermine une succession de chambres dans cette coquille. Les cloisons s'appuient sur la surface interne de la coquille mais elles laissent un tracé sur la surface externe, les lignes de suture. Le tracé des sutures est en général complexe et il peut être utilisé dans la détermination des genres et des espèces d'ammonites.

Lignée germinale : dans un individu, la lignée germinale (germen) désigne l'ensemble des cellules qui donneront des gamètes. Ces cellules transmettent leur ADN à leur descendance (au cours de la reproduction sexuée), avec les mutations génétiques qu'elles auraient subies.

Lignée somatique : les cellules somatiques ou somas sont les cellules formant le corps d'un organisme pluricellulaire, à l'exception des cellules germinales.

Limnétique : dans les lacs, la zone limnétique est la partie de la zone éclairée qui n'est pas en contact avec le fond et où se trouvent des plantes flottantes ou des algues planctoniques.

Lobopodia : voir Onychophora.

Locus (pluriel Loci) : en génétique, un locus est une position fixe d'un gène sur un chromosome. Chaque chromosome comporte de nombreux loci correspondant à des gènes différents. Une variante d'un gène situé à un locus donné est un allèle (voir **allèle**). Pour un individu diploïde, il y a deux copies du gène à chaque locus.

Loi de Cope (Cope's rule) : nommée d'après le paléontologue américain Edward Drinker Cope, loi ou plutôt règle qui expose que, dans une lignée évolutive, la taille des espèces a tendance à s'accroître avec le temps, durant l'évolution de la lignée. Bien que maintes fois vérifiée, cette loi souffre de nombreuses exceptions.

Lymphocyte : cellules qui ont un rôle majeur dans le système immunitaire. Il en existe plusieurs lignées différentes, toutes affectées à la défense de l'organisme contre des substances étrangères (antigènes), notamment virus et bactéries. Les lymphocytes produisent des anticorps capables d'éliminer ces microbes. Les lymphocytes appartiennent à la famille des leucocytes, autrement dit les globules blancs.

Macroévolution : voir microévolution

Marsupiaux : mammifères caractérisés par le fait que leurs juvéniles se développent dans un état larvaire au sein d'un marsupium plus connu sous le nom de poche marsupiale où ils se nourrissent du lait de la mère. L'archétype du marsupial reste le kangourou australien.

Mécanismes égalisateurs (*equalizing mechanisms*) : ils réduisent les différences de fitness qui pourraient exister entre les espèces. Ces mécanismes facilitent la coexistence des espèces, ils se manifestent le plus souvent sous forme de trade-offs.

Méiose : la méiose est une étape clé de la reproduction sexuée. Une succession de deux divisions cellulaires intervient et elle conduit à la formation de gamètes haploïdes, les ovules et les spermatozoïdes. La première division permet la séparation des **chromosomes homologues**, la deuxième celle des chromatides sœurs (brins d'ADN associés à des protéines).

Messagers secondaires : un premier signal venant de la cellule ou du milieu extérieur est capté par des messagers secondaires qui transmettent le signal à des protéines qui peuvent intervenir au niveau du génome. Les messagers secondaires sont typiquement de petites molécules qui peuvent diffuser rapidement dans la cellule et le noyau.

Métabolisme basal (taux de) : il correspond aux besoins énergétiques « incompressibles » de l'organisme (énergie assurant le rythme cardiaque ou le fonctionnement du cerveau par exemple). C'est la dépense d'énergie minimum quotidienne permettant à l'organisme de survivre. Il est exprimé sur la base d'une journée, en joules ou en calories. L'alimentation doit donc, au minimum, subvenir aux besoins énergétiques nécessaires au métabolisme basal.

Métapopulation : groupe de populations appartenant à la même espèce, séparées géographiquement et interagissant entre elles. Le terme est dû à Richard Levins (1969) qui étudie la dynamique des peuplements sur des habitats fragmentés. Une métapopulation consiste en plusieurs populations occupant des aires distinctes ainsi que d'habitats proches et inoccupés mais qui pourraient l'être. La théorie des métapopulations étudie la dynamique des peuplements d'une même espèce dans l'ensemble de cette aire géographique. Des phénomènes tels que l'extinction d'une population sur une île, le

mouvement des populations sur des aires fragmentées, la migration ou l'effet de secours quand une population repeuple une aire sur laquelle l'espèce s'est éteinte ou est en voie d'extinction relèvent de la théorie des métapopulations.

Métazoaires : dans la classification du vivant, les métazoaires constituent l'ensemble des animaux, eucaryotes et pluricellulaires. S'opposent aux protozoaires unicellulaires ou aux eucaryotes unicellulaires.

Méthane clathrate : une grande quantité de méthane est retenue dans des structures cristallines formées par de l'eau, composés qui se forment principalement dans des sédiments marins.

Méthylation : attachement de groupes méthyle sur certaines bases de l'ADN, le plus souvent sur la cytosine.

Microbiote : c'est l'ensemble des micro-organismes qui colonisent un métazoaire, des bactéries pour l'essentiel. Ce terme est surtout employé à propos du microbiote humain mais il concerne tous les organismes complexes. Le microbiote varie en fonction des organes colonisés.

Microévolution – Macroévolution : l'usage du terme microévolution indique que le niveau d'étude des phénomènes de l'évolution est restreint à celui de la population ou de l'espèce, avec en principe des changements à petite échelle se produisant sur des durées courtes. En revanche, la macroévolution couvre des phénomènes évolutifs qui se déroulent sur des temps longs et intéressent des entités supérieures à l'espèce. Selon les auteurs, il n'existe pas de différence fondamentale entre les deux phénomènes, tout au plus une différence de degré (e. g., Futuyma, 2015), alors que d'autres y voient une coupure définitive entre des changements de faible ampleur liés à des variations génétiques ponctuelles étudiées par la génétique des populations et des changements considérables, liés à plusieurs types d'événements, des changements importants dans le génome avec par exemple des recombinaisons majeures ou des duplications, avec des bouleversements dans l'environnement, telles les extinctions massives ou la Grande Oxydation du Précambrien, ou des échanges horizontaux entre formes peu apparentées, notamment entre les gènes des procaryotes ou les organites de différentes cellules qui aboutissent à la cellule eucaryote (Gould, 1980).

Milieu intertidal : désigne l'espace situé entre la marée basse et la marée haute, i. e. la bande que l'on appelle aussi l'estran.

Mitochondrie : organite intracellulaire indispensable au métabolisme des cellules eucaryotes car elle permet la production d'ATP (Adénosine triphosphate) qui fournit l'énergie nécessaire au fonctionnement de la cellule.

Mitose : désigne les événements chromosomiques qui marquent la division cellulaire des eucaryotes. Il s'agit d'une duplication asexuée, i. e. la division d'une cellule mère en deux cellules filles strictement identiques génétiquement.

Modèles neutres : les modèles neutres veulent interpréter des caractères écologiques ou évolutifs sans faire référence à des processus spécifiques tels que la sélection naturelle ou les interactions écologiques. Seuls des facteurs démographiques (extinction, spéciation, migration) sont censés intervenir.

Moduralité des fonctions (dans l'organisme) : dans ce cas, un module peut être défini comme les parties d'un organisme participant à la même fonction. Le module est délimité, avec une fonction qui lui est propre dans l'organisme, il est nécessaire au maintien de l'organisme et peut interagir ou non avec d'autres modules. Cette structure peut faciliter l'évolution indépendante de parties différentes de l'organisme, comme le développement d'un appendice ou d'un organe sans altérer le fonctionnement des autres organes ni l'intégrité de l'individu.

Monophylétique : il s'agit d'une notion essentielle en phylogénie. Un groupe monophylétique consiste en un ensemble de taxons partageant la même espèce ancestrale unique et tous ses descendants. En principe, la reconnaissance de caractères homologues (apomorphies) communs à différents taxons permet de regrouper ceux-ci sous un même nom, représentatif du caractère monophylétique du groupe. S'oppose à paraphylétique.

Moutarde noire (*Brassica nigra*) : plante annuelle appelée aussi sénevé, de la famille des Brassicacées, cultivée pour ses graines qui servent à faire la moutarde. La famille des Brassicacées, anciennement Crucifères, comprend de nombreuses plantes comestibles dont les choux de Bruxelles.

MSH et MLH : Les MSH sont des protéines mélanotropes, elles provoquent, entre autres effets, la synthèse de mélanine. Les protéines MLH forment un complexe avec les protéines MSH au niveau des mésappariements

sur les doubles hélices d'ADN.

Mutation génétique : c'est une modification de l'information génétique portée par le génome. Elle affecte la séquence de l'ADN ou de l'ARN. Ces changements constituent le moteur de l'évolution et sont à l'origine de la diversité biologique.

Mutationnisme : théorie formulée par Hugo De Vries selon laquelle les espèces apparaissent subitement grâce à des mutations des cellules germinales (cellules reproductrices).

Nématodes : embranchement de vers non segmentés, de petite taille (moins de 1 mm), ils vivent dans des milieux divers, dans l'eau et les sols, où ils passent généralement inaperçus, d'autres sont parasites. Bien que peu connus, ce sont les animaux les plus abondants dans le monde, leur nombre d'individus par mètre carré de sol dépasse souvent 1 million/m^2, ils représenteraient près de 80 % de tous les animaux multicellulaires sur terre.

Néotropique : zone comprenant l'Amérique du Sud, les Antilles et l'Amérique centrale, espace défini à partir de ses caractéristiques écologiques, s'oppose au Néarctique qui désigne l'Amérique du Nord.

Niche écologique : concept théorique propre à l'écologie qui veut traduire à la fois la position de l'organisme dans l'économie de la nature, dans l'écosystème et aussi la somme des conditions nécessaires pour assurer la survie d'une population. La définition de la niche comporte donc des paramètres physiques et biologiques. Selon la célèbre formule de Odum (1959), la niche écologique c'est la profession de l'espèce alors que l'habitat en est l'adresse. On entend souvent le terme de niche écologique vide. L'idée sous-jacente serait que des conditions physiques et biologiques existent à un endroit et à un instant précis qui permettraient d'accueillir une ou des espèces, pré-adaptées à ces conditions. À vrai dire, l'énoncé d'Odum ne laisse pas de place à la niche vide, si j'ose dire, car elle est définie par rapport aux caractères de l'espèce qui l'occupe. Si besoin était, ceci montre, une fois de plus, toutes les ambiguïtés qui entourent la notion de niche. Cependant, les avancées obtenues avec la théorie des métapopulations peuvent valider cette notion de niche vide. L'observation de la répartition géographique d'une population montre que l'aire de répartition est un territoire fragmenté entre zones occupées par des organismes et d'autres qui ne le sont pas mais qui peuvent l'être au gré des déplacements des membres de la population (voir

métapopulation).

Nucléotide : élément constitutif d'une molécule d'ADN ou d'ARN (acides nucléiques). Un nucléotide est formé par la combinaison de trois substances : une base purique ou pyrimidique, un sucre et un acide phosphorique.

Oiseau tisserin : les tisserins sont des oiseaux africains et asiatiques bien connus pour leurs nids qui forment de véritables boules tressées et suspendues aux branches des arbres.

Ombilic (chez les ammonites) : partie centrale de l'enroulement de la coquille, généralement déprimée par rapport aux tours extérieurs, correspond aux premiers stades de l'ontogénie de l'ammonite.

Ontogénie : développement de l'organisme depuis la fécondation de l'œuf jusqu'à l'état adulte.

Onychophore : embranchement d'animaux terrestres, segmentés avec une paire d'appendices (lobopodes) non articulés sur chaque segment. Les onychophores (vers de velours) peuvent compter de 15 à 40 segments. Les Lobopodia sont rattachés aux onychophores mais ont des appendices articulés. Ces organismes seraient les plus proches parents des arthropodes.

L'interprétation phylogénique des Lobopodia a souvent changé, leur morphologie externe est proche de celle des Onychophores et les Lobopodia sont vus comme un grade basal à partir duquel les arthropodes se diversifient.

Orthogenèse : hypothèse biologique obsolète, selon laquelle l'évolution d'une espèce suit une loi régulière, immuable, sans rapport avec son écologie. Les organismes ont une tendance innée à évoluer dans une direction bien définie, due à un mécanisme interne, souvent désigné comme une force imposant une direction à l'évolution

Oxydant/Réducteur (réaction d'oxydoréduction) : la réaction d'oxydo-réduction (ou redox) est une réaction chimique au cours de laquelle se produit un transfert d'électrons. L'oxydant est l'espèce chimique qui capte les électrons et celle qui cède les électrons est le réducteur. Ces réactions peuvent libérer de l'énergie (**exergonique**) ou en consommer (**endergonique**).

Paire de bases : les bases sont des éléments constitutifs d'un **nucléotide**. Une paire de bases est formée par l'appariement de deux bases nucléiques

situées sur deux brins complémentaires d'ADN ou d'ARN.

Palaeodictyoptere : ordre d'insectes ailés, éteint aujourd'hui ; ils ont vécu au Carbonifère et au Permien.

Panmictique (relatif à la panmixie) : principe selon lequel tous les individus d'une population sont répartis de manière homogène avec des chances identiques de se reproduire avec n'importe quel autre individu de sexe opposé.

Paramétrer : désigner des paramètres, i. e. des grandeurs mesurables permettant de définir et d'analyser le phénomène étudié.

Parapatrique : voir spéciation.

Paraphylétique : voir monophylétique.

Parasitoïde : organisme qui se développe au détriment d'un autre organisme, appelé hôte. Celui-ci est tué à la fin du développement du parasitoïde.

Parthénogenèse : mode de reproduction sans intervention d'un mâle dans une espèce qui comporte pourtant les deux sexes. La parthénogenèse implique la division d'un gamète femelle non fécondé qui donnera un nouvel individu.

Passereau : Ordre de la classe des Oiseaux (Passeriformes), le plus grand en espèces, il compte près de 6500 espèces et il présente la plus large gamme d'espèces parmi les vertébrés. Le grand corbeau est le passereau le plus grand, beaucoup sont des oiseaux chanteurs et la plupart ont une petite taille, plus petite que celle des oiseaux des autres ordres.

Paysage adaptatif : selon Wright (1932), il permet de visualiser les relations entre le génotype et le succès reproductif. Il représente la fitness des organismes sous la forme d'une carte où les différences d'altitude figurent les fitness relatives.

Phanérozoïque : c'est une période, un éon (i. e. une longue période en géologie) qui couvre les 540 derniers millions d'années de notre planète.

Phénotype : désigne l'ensemble des traits (caractères) observables d'un

organisme. Le phénotype est souvent utilisé pour un seul caractère, à l'échelle cellulaire ou moléculaire.

Phylogénie (ou phylogenèse) : étude des liens de parenté entre les êtres vivants ou les fossiles, les liens entre les populations, les espèces ou les grandes divisions du vivant. Les études phylogénétiques se concrétisent dans une classification des êtres vivants qui a pour but de retracer les liens de parenté entre les espèces.

Phylogéographie : la phylogéographie est une discipline qui cherche à comprendre les ressorts géographiques de l'organisation et de la différentiation des génotypes à l'intérieur d'une même espèce. De ce fait, la phylogéographie est fortement impliquée dans les relations entre biogéographie et mécanismes de la spéciation (Rius & Turon, 2020).

Phylums (ou phyla) : terme assez général, désignant une lignée d'espèces partageant un ancêtre commun. Il s'applique souvent aux divisions majeures concernant les grands règnes du vivant en systématique, tels que les embranchements (exemple les arthropodes).

Pic de fitness : notion liée au **paysage adaptatif**, les pics de fitness étant des points où la fitness est plus élevée, relativement à la fitness exprimée dans l'ensemble du paysage.

Plasmide : molécule d'ADN double brin, circulaire, distincte de l'ADN chromosomique et capable de réplication autonome. Les plasmides ne sont pas essentiels à la survie de la cellule. On les trouve presque exclusivement chez les bactéries où ils sont impliqués dans les transferts horizontaux de gènes.

Plastide : corpuscule (ou organite) des cellules végétales, capable de fixer diverses substances et d'accumuler des pigments dont le plus important est la chlorophylle.

Pléiotropie : qualifie un gène qui détermine plusieurs caractères du phénotype.

Plésiomorphe (caractère) : désigne un caractère biologique non spécifique du taxon étudié, il est considéré comme non spécifique et ancestral, il ne renseigne pas sur la phylogénie de l'organisme. Par exemple, le caractère

quadrupède ne sera d'aucune utilité pour qui veut établir la diagnose ou la phylogénie d'une nouvelle espèce de mammifères. S'oppose à caractère apomorphe ou apomorphie.

Ploïdie : nombre d'exemplaires, dans les cellules d'un organisme, de jeux complets de chromosomes. Cellule haploïde si elle possède 1 jeu complet de chromosomes, soit n chromosomes. Cellule diploïde si elle possède 2 jeux, 2 n chromosomes. Cellule polyploïde si elle possède au moins 3 jeux : triploïde, 3 jeux, 3 n chromosomes ; tétraploïde, 4 n chromosomes, etc. Aneuploïde si le nombre de jeux de chromosomes est considéré comme anormal.

Poissons cartilagineux, poissons osseux : les poissons cartilagineux appartiennent à la classe des Chondrichtyens qui regroupe, en particulier, les raies et les requins. Ils sont caractérisés par leur squelette constitué de cartilage, contrairement aux Osteichtyens (poissons osseux) qui ont un squelette osseux, minéralisé. Les premiers Chondrichtyens seraient apparus dès l'Ordovicien. Les premiers poissons osseux sont signalés dans le Silurien tardif, ils représentent la classe de vertébrés la plus nombreuse dans la faune actuelle.

Polygamie : état d'une espèce animale dans lequel un individu s'accouple avec plusieurs individus de l'autre sexe.

Polymorphisme génétique : désigne la coexistence de plusieurs allèles pour un gène donné dans une population. C'est un des éléments de la diversité génétique.

Polyploïdie : désigne l'état d'un organisme possédant au moins trois lots complets de chromosomes (3n) ou plus.

Ponctualisme : événements qui s'intègrent dans la théorie des équilibres ponctués développée par Gould & Eldredge. Selon eux, l'évolution se partage entre longues périodes d'équilibre, de stases évolutives ponctuées de brèves périodes de changements importants, comme la spéciation ou les extinctions (voir gradualisme).

Proboscis : organe communément appelé trompe, c'est un appendice de forme allongée situé sur la tête de certains animaux, notamment des insectes tels que les papillons. Chez eux, il sert à la succion du nectar des fleurs.

Procaryote : c'est un micro-organisme unicellulaire, sans noyau. Les procaryotes actuels sont les bactéries et les archées, bien qu'ils ne forment pas un taxon valide du point de vue de la phylogénie.

Promoteur : le promoteur d'un gène est un segment d'ADN qui contrôle l'expression du gène. Le promoteur s'attache à une enzyme, l'ARN polymérase qui lit la séquence d'ADN et génère la molécule d'ARN correspondante. Grâce à cette liaison, le promoteur définit si un gène doit être transcrit et à quel taux.

Protérozoïque : c'est le dernier éon du Précambrien, il couvre une période de – 2500 millions d'années à – 541 millions d'années (début du Cambrien et du dernier éon, le Phanérozoïque). Il est subdivisé en trois périodes.

Pterygote : classe d'insectes ailés, qui auraient pu apparaître au Dévonien avec deux paires d'ailes. Une perte secondaire des ailes, totale ou partielle s'est produite chez certains membres du groupe. Par exemple, les Diptères n'ont plus qu'une paire d'ailes, l'autre étant souvent transformée en balancier.

Pyroclastique (roche) : roche constituée de matériaux volcaniques, associée communément aux volcans explosifs (type plinien).

Réarrangement chromosomique : mutation sous forme d'anomalie chromosomique, impliquant un changement dans la structure originelle du chromosome. Les réarrangements comprennent plusieurs types d'événements, tels que délétions, duplications, inversions… La spéciation peut résulter d'un ou plusieurs réarrangements chromosomiques.

Recombinaison génétique : phénomène conduisant à l'apparition dans une cellule de gènes dans une association ou une position différente de celle observée chez les parents. Il y a échange d'information génétique, matérialisé par l'échange d'acides nucléiques différents, créant de nouvelles combinaisons génétiques. Chez les eucaryotes, la recombinaison a lieu lors de la reproduction sexuée, au cours de la **méiose** ou quelquefois lors de la **mitose.**

Réducteur : voir oxydant.

Régulation post-transcriptionnelle : phase de l'expression des gènes

comprenant les mécanismes affectant directement les molécules d'ARN produites lors de la transcription. On parle aussi de modifications post-transcriptionnelles : elles comprennent l'ensemble des modifications qu'un ARN subit après avoir été transcrit.

Relation espèce-surface (*species area relationship*) : définie aussi comme la courbe espèce-aire, elle décrit la relation entre la superficie d'un habitat et le nombre d'espèces peuplant cette zone. La relation montre que les aires plus grandes abritent plus d'espèces et il n'y a guère d'exceptions à cette règle.

Réseau neutre : le terme est introduit pas Schuster et al., 1994, il désigne l'invariance d'un phénotype pouvant être défini par un ensemble de génotypes, cet ensemble formant le réseau neutre. A. Wagner (2011) n'accepte pas cette désignation et il explique justement que le terme neutralité a une signification différente en biologie évolutive : un changement dans le génotype qui est invisible pour la sélection naturelle, car il n'affecte pas la fitness. Mais un changement du génotype qui n'affecte pas le phénotype sera lui aussi invisible à la sélection car il ne peut pas affecter la fitness. Le terme réseau neutre désigne donc un sous-ensemble dans le concept plus vaste de neutralité.

Rétrotransposons : ils appartiennent à la famille des transposons et ce sont des séquences mobiles d'ADN qui se déplacent dans le génome. Mais contrairement aux transposons qui se répliquent à partir d'ADN, les rétrotransposons se répliquent par l'intermédiaire d'une séquence ARN, d'où le préfixe rétro. Celui-ci vient du fait que les rétrotransposons prennent le chemin inverse de celui défini par le dogme central de la génétique car leur ARN est « rétro-transcrit » en ADN.

Rhyolithique (volcan) : la rhyolithe est une roche volcanique de couleur claire, riche en silice, elle présente des cristaux visibles à l'œil nu : quartz, feldspath et mica.

r-K selection theory (sélection r-K) : sélection d'une combinaison de traits liés à la qualité et à la quantité des descendants. Les r-stratégistes investissent dans un grand nombre de descendants, des naissances précoces, l'espérance de vie des parents étant réduite alors que les K-stratégistes se contentent d'un nombre limité de descendants, mis au monde tout au long de la vie des parents, leur espérance de vie étant supérieure à celle des r-stratégistes. À travers ces caractères, se dessine un trade-off fondamental entre vie rapide et

vie lente, qui peut aussi se lire comme un trade-off entre fécondité et mortalité, i. e., les deux composantes reconnues de la fitness des organismes.

Rodinia : supercontinent formé il y a environ 1,1 milliard d'années, il commence à se disloquer vers 850 millions d'années.

Rotifères : petits organismes bilatériens, cylindriques ou sphériques, avec deux couronnes de cils autour de leur bouche, vivant surtout en eau douce. La plupart des rotifères ont une reproduction asexuée.

Saltationnisme : selon cette théorie, les macromutations sont le principal moteur de l'évolution biologique. Elles permettent des sauts évolutifs importants et presque instantanés, en opposition avec la théorie synthétique de l'évolution. La théorie des monstres prometteurs de R. Goldschmidt (1940) s'inscrit parfaitement dans ce mode de pensée. Voir aussi mutationnisme.

Sédiments : ensemble de particules en suspension dans l'eau ou l'atmosphère qui se déposent sur les fonds marins ou la surface du sol, pouvant donner des couches ou strates successives.

Ségrégation chromosomique : séparation des paires de chromosomes homologues, chacun migrant vers un des deux pôles opposés du noyau chez les eucaryotes.

Sélection balancée (ou équilibrante) : la sélection maintient plusieurs variants en même temps, correspondant à plusieurs phénotypes optimaux.

Sélection densité-dépendante : dans ce cas, les gains éventuels de fitness dus à cette sélection dépendent de la densité des individus d'une espèce dans un milieu donné. Des facteurs comme la prédation ont une influence importante sur une population de proies lorsque le nombre de prédateurs est important. Si la population augmente, l'effet des facteurs dépendants de la densité a tendance à ralentir cette croissance avec le taux de mortalité qui augmente et une baisse de la natalité, ce qui se traduit par une baisse de la fitness dans l'ensemble de la population.

Sélection divergente (ou disruptive) : pourrait être définie comme l'antichambre de la spéciation écologique ou sympatrique. Les valeurs extrêmes pour un trait du phénotype sont favorisées au détriment des valeurs moyennes. La population est alors divisée en deux groupes qui,

éventuellement, peuvent être isolés génétiquement et donner deux espèces distinctes

Sélection fluctuante (ou oscillante) : composante de la sélection naturelle où s'observent des variations d'intensité et de direction de la sélection. Ces variations entraînent la fluctuation des allèles et aboutissent à l'alternance de phénotypes au sein d'une population.

Sélection fréquence-dépendante : mécanisme de sélection des individus par rapport à la fréquence de leur génotype dans une population. Plusieurs allèles d'un même gène peuvent diriger des phénotypes différents. Le gain éventuel en valeur sélective (fitness) dépend de la fréquence des autres allèles. Généralement, plus un allèle est répandu dans la population, plus la fitness qui lui est associée diminue. Autrement dit, un individu sera favorisé et aura un gain appréciable en fitness si son génotype est moins fréquent que celui des autres individus de la population.

Sélection positive (ou directionnelle) : la sélection positive augmente la fréquence d'un ou plusieurs allèles qui régissent des modifications du phénotype entraînant une amélioration des performances des individus, autrement dit une adaptation. Il s'agit tout simplement de la sélection naturelle dans son sens originel ou Darwinien.

Sélection purifiante (ou négative) : désigne l'élimination sélective des allèles délétères.

Sélection stabilisatrice : mode de sélection naturelle dans lequel un ou des traits de la population se stabilisent autour d'une valeur moyenne qui varie peu, les traits ne changent guère au cours du temps et cela est certainement le mode d'action le plus courant de la sélection naturelle.

Selfing (autoreproduction) : le mot self-fertilisation serait plus approprié que autoreproduction ici. Il s'agit de l'union entre gamètes mâles et femelles d'un même individu et sous-entendu, de la possibilité de survie des descendants ainsi obtenus.

Séquençage (du génome) : il consiste dans la détermination de la séquence nucléotidique de l'ADN présent dans chaque cellule d'un organisme. En d'autres termes, il détermine l'ordre linéaire ou la succession des nucléotides qui forment la séquence d'ADN. Le terme séquençage s'applique aussi pour

d'autres molécules, l'ARN et les protéines notamment.

Sinigrine : la sinigrine est un composé chimique que l'on trouve dans des plantes du genre *Brassica*. Elle protège ces plantes contre les champignons et les nématodes. De plus, elle peut inhiber les cancers hépatiques et du colon.

Soma : voir germen.

Spéciation allopatrique : c'est un mode de spéciation (appelé aussi spéciation géographique) qui se produit quand des populations de la même espèce se trouvent séparées et isolées géographiquement. Ceci interfère avec les flux génétiques entre populations qui s'interrompent et divergent. Ces événements peuvent conduire à l'isolement reproductif des populations et donc à la spéciation.

Spéciation écologique : dans la spéciation écologique, l'isolement reproducteur résulterait de la sélection divergente agissant sur des populations écologiquement différentes. Il s'agit dans ce cas d'une spéciation « darwinienne » dans le sens où elle est dirigée par la sélection naturelle (voir section spéciation).

Spéciation parapatrique : désigne deux sous-populations d'une espèce partiellement isolées tout en continuant à échanger des gènes. À partir de là, une zone hybride peut se former entre les deux populations, prémices d'un isolement reproducteur complet entre les deux populations et donc d'une spéciation. Dans ce cas, les causes premières de l'isolement, géographiques ou écologiques, ne sont pas précisées.

Spéciation péripatrique : théorie proposée par E. Mayr avec l'effet fondateur. Il s'agit d'une variante de la spéciation allopatrique, dans laquelle une des populations isolées est de petite taille ce qui favorise la dérive génétique et l'isolement reproducteur des populations.

Spéciation sympatrique : mode de spéciation dans lequel de nouvelles espèces se détachent d'un ancêtre commun alors qu'elles demeurent dans le même espace géographique. L'isolement reproducteur des nouvelles espèces s'explique par des mécanismes dus à des différences dans l'écologie des populations et non par l'isolement géographique. C'est dans ce sens que la spéciation sympatrique est souvent confondue avec la spéciation écologique et opposée à la spéciation allopatrique.

Stratégies *r :* stratégie de développement de populations qui privilégient une forte fécondité, le grand nombre de descendants étant censé compenser un taux important de mortalité parmi ces populations. Cette stratégie découle directement du modèle évolutif r/K présenté par MacArthur & Wilson (1967).

Stratégies K : populations ayant un faible nombre de descendants, un fort investissement parental, une mortalité relativement faible, caractères qui les opposent aux stratèges r (modèle r/K voir ci-dessus). Plutôt qu'une opposition r/K, la diversité biologique présente toute une étendue de possibilités entre ces extrêmes.

Stratigraphie : discipline de la géologie qui étudie la succession des différentes couches géologiques (strates) déposées au cours du temps.

Structuralisme (en biologie) : école de pensée qui propose que l'évolution soit essentiellement guidée par une organisation préexistante, les mécanismes qui façonnent le développement d'un organisme ou la formation des plans d'organisation dans le monde animal. Ainsi l'organisme est le résultat d'une auto-organisation déjà inscrite dans la biodiversité existante. Le structuralisme apparaît aussi comme une école de pensée qui s'oppose aux explications exclusivement darwiniennes et à l'adaptationnisme.

Symbiose : association durable entre deux organismes non-apparentés. La symbiose implique le plus souvent une relation mutualiste, les deux organismes bénéficiant de l'association.

Synapsis : désigne l'appariement des chromosomes homologues lors de la méiose. Cette disposition est connue sous le nom de tétrades (voir aussi **bivalent**).

Synergie (synergétique) : association de plusieurs organes ou actions qui concourent à un effet unique et amélioré par rapport à celui qui pourrait être obtenu sans cette association.

Syngamie : processus lié à la reproduction sexuée, l'union sexuelle plus précisément, avec la fusion de deux gamètes, un mâle et un femelle, pour former un zygote dont les divisions marquent le début du développement embryonnaire.

Tangled bank (traduction) : Imaginez le bord d'une rivière encombré par des plantes de toutes sortes, avec le chant des oiseaux perchés sur les buissons, des nuées d'insectes voletant de-ci de-là, des vers rampant sur la terre humide et tous ces organismes à la fois si perfectionnés et si différents, interdépendants et intégrés dans un réseau complexe qui reflètent l'action de lois agissant autour de nous.

Taux métabolique : Quantité d'énergie nécessaire au fonctionnement de l'organisme chaque jour. Souvent exprimé comme taux métabolique basal (BMR), c'est-à-dire la quantité d'énergie nécessaire à l'organisme au repos, beaucoup plus facile à mesurer.

Téléologie : doctrine philosophique qui repose sur l'idée de finalité. Cette doctrine affirme que le monde, en particulier le monde vivant obéit à une finalité. Les phénomènes, tant physiques que biologiques sont déterminés par l'intervention d'une cause finale, nécessaire et intentionnelle.

Téléostéens : ils regroupent l'écrasante majorité des espèces de poissons osseux actuels et près de la moitié des espèces de vertébrés. Ils sont caractérisés par leurs nageoires rayonnées.

Thiolactonase : enzyme capable de métaboliser les lactones, i. e. les esters cycliques.

TNF facteurs de nécrose tumorale : ils forment une famille de protéines dont l'une des plus communes est appelée cachectine. Le TNF est produit sous forme d'une protéine transmembranaire. La fixation des TNF sur des récepteurs peut aboutir à au moins trois sortes d'événements : induction de l'**apoptose** ; inhibition de l'apoptose ; induction d'une nécrose.

Top-down effect : cette dynamique se manifeste lorsque des organismes situés vers le sommet de la chaîne trophique (des super-prédateurs, par exemple) exercent un contrôle sur des organismes situés plus bas, comme les producteurs. Cet effet top-down dépend souvent de la prédation et il peut perturber la diversité biologique dans plusieurs niveaux du réseau alimentaire (voir exemple dans 9.5.2).

Trade-off (en évolution) : un trade-off en évolution (aussi appelé compromis) est une situation dans laquelle un avantage présent dans un système biologique s'accompagne d'un désavantage pénalisant un autre

système biologique. Dit autrement, un accroissement de la fitness pour un caractère donné implique une diminution de la fitness pour un autre caractère (ou une suite de caractères) (Garland, 2014 ; Garland et al., 2021). Les trade-offs sont souvent assimilés à des contraintes évolutives mais je pense que ce terme est regrettable car l'effet égalisateur qu'ils suscitent autorise de multiples réponses aux variations de l'environnement, permettant ainsi l'émergence de multiples phénotypes.

Transferts horizontaux de gènes (THG) : ces transferts sont observés principalement chez les bactéries et les archées (procaryotes). Ils peuvent aussi intervenir chez d'autres organismes par l'intermédiaire de virus. Ces mécanismes contribuent à la diversité génétique. Une définition plus formelle stipule que les THG sont un processus dans lequel un organisme intègre du matériel génétique provenant d'un autre organisme qui ne lui est pas apparenté.

Transcriptase inverse : enzyme utilisée par les rétrovirus qui transcrivent l'information génétique des virus de l'ARN en ADN.

Transcription : désigne la première étape de l'expression des gènes, au cours de laquelle un segment particulier d'ADN est « transcrit » en ARN par une enzyme appelée ARN polymérase.

Transduction : en génétique, la transduction est un processus qui consiste en un transfert de matériel génétique (ADN bactérien) d'une bactérie donneuse vers une bactérie receveuse par l'intermédiaire d'un vecteur viral.

Transfert horizontal (de gènes) : le transfert horizontal de gènes (ou transfert latéral) désigne un processus dans lequel un organisme intègre du matériel génétique provenant d'un autre organisme en dehors de la reproduction. Cette transmission de matériel génétique a longtemps été ignorée ou négligée mais elle a façonné l'évolution depuis le début de la vie (voir Woese, 2002).

Transect : désigne la traversée, selon une ligne imaginaire, d'un espace géographique afin d'en analyser les composants.

Translocation : c'est un réarrangement chromosomique caractérisé par l'échange réciproque de matériel chromosomique entre des chromosomes non homologues.

Transposons (éléments transposables) : c'est une séquence d'ADN capable de se déplacer de manière autonome dans le génome.

Trisomie : la trisomie est une anomalie chromosomique, un cas particulier d'**aneuploïdie**. Normalement, les chromosomes vont par paires. Dans le cas d'une trisomie au moins une des paires est un triplet (trois chromosomes semblables).

Uniformitarisme : principe de base de la géologie moderne qui postule que les causes des processus qui se sont exercés dans le passé s'exercent encore de nos jours. Ce principe peut être étendu à d'autres disciplines scientifiques, en particulier l'évolution. Ainsi, d'après ce principe, la théorie synthétique de l'évolution, qui s'appuie notamment sur les variations génétiques ponctuelles connues dans les populations actuelles, peut aussi être appliquée aux changements de la biodiversité enregistrés dans le passé.

Vestigial (vg) : gène de la drosophile intervenant dans la conformation des ailes (ailes vestigiales) situées sur le chromosome 2.

Vicariance : phénomène biologique et géologique qui divise une population en deux sous-groupes qui se trouvent alors isolés géographiquement et génétiquement l'un de l'autre. La vicariance résulte souvent de la formation d'une barrière géographique, à la suite d'événements tectoniques (séparation de continents, par exemple l'Afrique et l'Amérique du Sud) ou d'activités humaines (exemple, construction d'un canal). La vicariance est une source de diversification des populations, l'isolement génétique des populations mène à la naissance de nouvelles espèces.

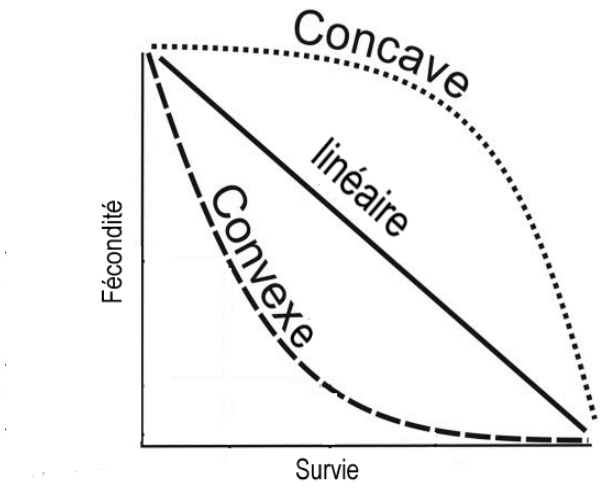
Viviparité : une espèce animale est vivipare lorsque le développement embryonnaire a lieu dans le corps de la mère. Il n'y a pas d'œufs mais la mère met au monde une progéniture viable.

Wolbachia : le genre *Wolbachia* regroupe des bactéries associées à de nombreux arthropodes. Elles sont localisées au sein du cytoplasme de l'hôte et elles peuvent modifier les conditions de la reproduction de leur hôte.

Zone biogéographique : désigne un ensemble géographique relativement homogène du point de vue du peuplement animal ou végétal. Wallace isole six régions dans sa carte montrant la distribution géographique des animaux

(Wallace, 1876).

Zygote : un zygote est une cellule eucaryote issue d'une fécondation entre deux gamètes, mâle et femelle le plus souvent (ovule et spermatozoïde). Le zygote contient toute l'information génétique issue des deux parents et qui lui permettra de se développer pour former un nouvel organisme.



Courbes de trade-offs convexe-concave, selon Michod, 2006

Bibliographie

Abbott R. J. & Lowe A. J., 2004. Origins, establishment and evolution of new polyploid species: *Senecio cambrensis* and *S. eboracensis* in the British Isles. Biological Journal of the Linnean Society 82(4) : 467- 474.

Abbott R. J., Hegarty M. J., Hiscock S. J., Brennan A. C., 2010. Homoploid hybrid speciation in action. Taxon 59(5) : 1375-1386.

Abel O., 1911. Paläobiologie. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.

Ainouche M. I., Baumel A., Salmon A., 2004. *Spartina anglica* C. E. Hubbard : A natural model system for studying early evolutionary changes that affect allopolyploid genomes. Biological Journal of the Linnean Society 82 : 475-484.

Akashi H. & Eyre-Walker A., 1998. Translational selection and molecular evolution. Current opinion in genetics & development 8(6) : 688-693.

Alberch P., 1982. Developmental constraints in evolutionary processes. In Bonner J. T. (ed.), Evolution and Development. Pp 313-332, Springer Verlag, Berlin.

Alberch P. & Gale E. A., 1983. Size dependence during the development of the amphibian foot. Colchicine-induced digital loss and reduction. Journal of embryology and experimental Morphology 76 : 177-197.

Alberch P. & Gale E. A., 1985. A developmental analysis of an evolutionary trend: Digital reduction in Amphibians. Evolution 39 : 8-23.

Alberts B., Johnson A., Lewis J., Raff M., Roberts K., Walter P., 2008. Molecular Biology of the Cell. Garland Science, New York.

Allee W.C., 1931. Animal Aggregations. A Study in General Sociology. University of Chicago Press, Chicago.

Allen J. A., 1907. Mutations and the geographic distribution of nearly related species in plants and animals. American Naturalist 41 : 653-655.

Allen A. P., Brown J. H., Gillooly J. F., 2002. Global biodiversity, biochemical kinetics, and the energetic-equivalence rule. Science 297 : 1545-1548.

Allen C. E., Beldade P., Zwann B. J., Brakefield P. M., 2008. Differences

in the selection response of serially repeated color pattern characters: Standing variation, development, and evolution. BMC Evol. Biol. 8 : 94.

Allison, P. A. & Wells, M. R., 2006. Circulation in large ancient epicontinental seas: What was different and why ? Palaios 21 : 513-515.

Allmon W. D., 1992. A causal analysis of stages in allopatric speciation. In Futuyma D. & Antonovics J. (eds.), Oxford Surveys in Evolutionary Biology 8. Pp 219-257, Oxford University Press, Oxford.

Allmon W. D., 2016. Studying species in the fossil record: A review and recommendations for a more unified approach. In Allmon W. D. & Yacobucci M. M. (eds.), Species + Speciation in the Fossil Record. Pp 59-120. University of Chicago Press, Chicago.

Allmon W. D. & Yacobucci M.M. (eds.), 2016. Species + Speciation in the Fossil Record. University of Chicago Press, Chicago.

Allmon W. D. & Martin R. E., 2014. Seafood through time revisited: The Phanerozoic increase in marine trophic resources and its macroevolutionary consequences. Paleobiology 40(2) : 256-287.

Alonso D. & McKane A. J., 2004. Sampling Hubbell's neutral theory of biodiversity. Ecology letters 7 : 901-910.

Alroy J., 1999. Putting North America's End-Pleistocene megafaunal extinction in context. In McPhee R. D. (ed.). Extinctions in Near Time. Causes, Contexts and Consequences. Advances in Vertebrate Paleobiology. Pp 105-140, Kluwer Academic, Dordrecht.

Alroy J., 2009. Speciation and extinction in the fossil record of North American mammals. In Butlin R., Bridle J. Schluter D. (eds.), Speciation and Patterns of Diversity. Pp 301-323, Cambridge University Press, Cambridge.

Alroy J., Koch P.L., Zachos J. C., 2000. Global climate change and North American mammalian evolution. Paleobiology 26(4, Supplement) : 259-288.

Alroy J., Marshall C., Bambach R., Bezusko K., Foote M., Fürsich F., Hansen T. et al., 2001. Effects of sampling standardization on estimates of Phanerozoic marine diversification. PNAS USA, 98(11) : 6261-6266.

Ameghino F., 1906. Les formations sédimentaires du Crétacé supérieur et du Tertiaire de Patagonie avec un parallèle entre leurs faunes mammalogiques et celles de l'ancien continent. Anales del Museo Nacional, Buenos Aires 8 : 1-568.

Ameisen J. C., 2002. On the origin, evolution, and nature of programmed cell death: A timeline of four billion years. Cell death & differentiation 9 : 367-393.

Amundson R., 1996. Historical development of the concept of adaptation. In Rose M. R. & Lauder G. V. (eds.), Adaptation. Pp 11-53, Academic Press, San Diego.

Amundson R., 2005. The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought: Roots of Evo-Devo. Cambridge University Press, Cambridge.

Anderson E. & Stebbins G., 1954. Hybridization as an evolutionary stimulus. Evolution 8(4) : 378-388.

Anderson T. M., Shaw J., Olff H., 2011. Ecology's cruel dilemma, phylogenetic trait evolution and the assembly of Serengeti plant communities. Journal of ecology 99(3) : 797-806.

Andrewartha H. G. & Birch L. C. (eds.), 1954. The Distribution and Abundance of Animals. University of Chicago Press, Chicago.

Andrewartha H. G. & Birch L. C., 1984. The Ecological Web. University of Chicago press, Chicago.

Ancel L. W. & Fontana W., 2000. Plasticity, evolvability and modularity in RNA. Journal of experimental zoology 288 : 242-283.

Anstey R. L., 1978. Taxonomic survivorship and morphologic complexity in Paleozoic bryozoan genera. Paleobiology 4 : 407-418.

Antoine P. O., Reyes M., Amano N., Bautista A., Chang C. H. et al., 2021. A new rhinoceros clade from the Pleistocene of Asia sheds light on mammal dispersals to the Philippines. Zoological journal of the Linnean society, London, 10.1093/zoolinnean/zlab009, hal-03450400

Appleby C. A., 1984. Leghemoglobin and *Rhizobium* respiration. Annual review of plant physiology 35 : 443-478.

Arbeithuber B., Betancourt A. J., Ebner T., Tiemann-Boege I., 2015. Crossovers are associated with mutation and biased gene conversion at recombination hotspots PNAS USA 112 : 2109-2114.

Arditti J., Elliott J., Kitching I., Wasserthal L.T., 2012. 'Good Heavens what insect can suck it' – Charles Darwin, *Angraecum sesquipedale* and *Xanthopan morganii praedicta.* Botanical journal of the Linnean Society. 169 : 403-432.

Argueso J. L., Carazzolle M. F., Mieczkowski P. A., Duarte F. M., Netto O. V. et al., 2009. Genome structure of *Saccharomyces cerevisiae* strain widely used in bioethanol production. Genome research 19 : 2258-2270.

Arkell W. J., Furnish W. M., Kummel B., Miller A. K., Moore R. C., Schindewolf O. H., Sylvester-Bradley P. C. & Wright C. W., 1957. Treatise on Invertebrate Paleontology, part L, Mollusca 4, Cephalopoda, Ammonoidea, GSA and University of Kansas Press, Boulder, Colorado.

Arnegard M., Zwickl D. J., Lu Y. Zakon H. H., 2010. Old gene duplication facilitates origin and diversification of an innovative communication system-twice. PNAS USA, 107(51) : 22172-22177.

Arnold M. L., 1997. Natural Hybridization and Evolution. Oxford University Press, Oxford.

Arnold G. W., McManus W. R., Bush I. G., 1966. Studies in the wool production of grazing sheep. 5. Observations on teeth wear and carry over effects. Australian journal of experimental agriculture and animal husbandry 6 : 101-107.

Arnold S. J., Bürger R., Hohenlohe P. A., Ajie B. C., Jones A. G., 2008. Understanding the evolution and stability of the G-matrix. Evolution 62 : 2451-2461.

Arthur W., 2004. Biased Embryos and Evolution. Cambridge University Press, Cambridge.

Arthur W., 2011. Evolution : A Developmental Approach. Wiley-Blackwell, Oxford.

Ashe A., Colot V., Oldroyd P., 2021. How does epigenetics influence the course of evolution ? Philosophical transactions of the royal society B 376 : 20200111.

Augé M. L., 1995. Un helodermatidé (Reptilia, Lacertilia) dans l'Éocène inférieur de Dormaal, Belgique. Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique 65 : 277-281.

Augé M. L. 2003 Lacertilian faunal change across the Paleocene-Eocene boundary in Europe. In Wing S. L., Gingerich P. D., Schmitz B. & Thomas E. (eds.), Causes and Consequences of Globally Warm Climates in the Early Paleogene. Pp. 441-453, Geological Society of America Special Paper 369, Boulder, Colorado.

Augé M. L. 2005. Evolution des lézards du Paléogène en Europe. Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, tome 192, Paris.

Augé M. L. 2007. Past and present distribution of iguanid lizards. Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro, 65, (4) : 403-416.

Augé M. L. & Smith R., 2002. Nouveaux Lacertidae (Reptilia, Squamata) de l'Éocène inférieur européen. Belgian Journal of Zoology 131 (1) : 3-15.

Augé M. L. & Pouit D., 2012. Presence of iguanid lizards in the European Oligocene: Lazarus taxa and fossil abundance. Bulletin de la Société Géologique de France, 2012, 183(6) : 653-660.

Augé M. L., Dion M., Phélizon A., 2021. The lizard (Reptilia, Squamata) assemblage from the Paleocene of Montchenot (Paris Basin, MP6).In Steyer J. S., Augé M. L., Métais G. (eds.). Memorial Jean-Claude Rage : A life of paleo-herpetologist. Geodiversitas 43(17) : 645-661.

Avery, D. F. & Tanner, W., 1971. Evolution of the Iguanine lizards (Sauria, Iguanidae) as determined by osteological and myological characters. Brigham Young University Science Bulletin. Biological Series 12(3): 1-79.

Avery O., MacLeod C., McCarty M., 1944. Studies on the chemical nature of the substance inducing transformation of the Pneumoccocal types:

Induction of transformation by a deoxyribonucleic acid fraction isolated from *Pneumococcus* type III. Journal of experimental medicine 79 : 137-158.

Avise J. C., 1994. Molecular Markers, Natural History, and Evolution. Chapman & Hall, New York.

Avise J. C., 2000. Phylogeography: The History and Formation of Species. Harvard University Press, Cambridge, MA.

Avise J. C. & Ayala F. J., 2007. In the light of evolution I: Adaptation and complex design. PNAS USA 104, suppl. 1 : 8563-8566.

Ayala F. J. & Coluzzi M., 2005. Chromosome speciation: Humans, *Drosophila*, and mosquitoes PNAS USA102 (suppl.1) : 6535-6542.

Babin C., Delance J.-H., Emig C., Racheboeuf P., 1992. Brachiopodes et mollusques bivalves : concurrence ou indifférence ? Geobios 25(1) : 35-44.

Bailly X., Laguerre L., Correc G., Dupont S., Kurth T., Pfannkuchen A., Entzeroth R., Probert I., Vinogradov S., Lechauve C., Garet-Delmas M-J., Reichert H., Hartenstein V., 2014. The chimerical and multifaceted marine acoel *Symsagittifera roscoffensis*: From photosymbiosis to brain regeneration. Frontiers in microbiology 5 : 498. doi : 10.3398/fmicb.2014.00498

Bambach R., 1977. Species richness in marine benthic habitats through the Phanerozoic. Paleobiology 3 : 152-167.

Bambach, R. K., 1993. Seafood through time : changes in biomass, energetics, and productivity in the marine ecosystem. Paleobiology 19 : 372-397.

Bapteste E., 2018. Tous Entrelacés. Belin, Paris.

Bapteste E., O'Malley M. A., Beiko R. G., Ereshefsky M., Gogarten P., Franklin-Hall L., Lapointe F-J., Dupré J., Dagan T., Boucher Y., Martin W., 2009. Prokaryotic evolution and the tree of life are two different things. Biology direct 4 : 34 doi : 10.1186/1745-6150-4-34

Barabás G., D'Andrea R., Stump S. M., 2018. Chesson's coexistence theory. Ecological monographs 88(3) : 277-303.

Barluenga M., Stölting K.N., Salzburger W., Muschick M., Meyer A. 2006. Sympatric speciation in Nicaraguan crater lake cichlid fish. Nature 439 : 719 - 723.

Barnosky A. D. 2001. Distinguishing the effects of the Red Queen and Court Jester on Miocene mammal evolution in the Northern Rocky Mountains. Journal Vertebrate Paleontology 21(1) : 172-185.

Barnosky A. D., 2005. Effects of Quaternary climate change on speciation in mammals. Journal of Mammalian Evolution 12 : 247-264.

Barot S. & Gignoux J., 2004. Mechanisms promoting plant coexistence : Can all the proposed processes be reconciled ? Oikos 106 : 185-192.

Barraclough T. G., 2019. The Evolutionary Biology of Species. Oxford

Series in Ecology and Evolution, Oxford University Press, Oxford.

Barraclough T. G. & Vogler A. P., 2000. Detecting the geographical pattern of speciation from species-level phylogenies. American naturalist 155 : 419-434.

Barraclough T. G. & Herniou E., 2003. Why do species exist ? Insight from sexuals and asexuals. Zoology 106 : 275-282.

Barraclough T. G., Harvey P. H., Nee S., 1995. Sexual selection and taxonomic diversity in passerine birds. Proceedings of the royal society B. Biological sciences 259 : 211-215.

Barton N. H., 1990. Pleiotropic models of quantitative variation. Genetics 124 : 773-782.

Barton N. H., 2001a. Speciation. Trends in Ecology and Evolution 16(7): 325.

Barton N. H., 2001b. The role of hybridization in evolution. Molecular ecology 10 : 551-568.

Barton N. H., 2017. Recombination and sex. In Losos J. B. (ed.). The Princeton Guide to Evolution. Pp. 330-335, Princeton University Press, Princeton.

Barton N. H. & Partridge L., 2000. Limits to natural selection. BioEssays 22(12) : 1075-1084.

Barton N. H., Briggs D. E., Eisen J. A., Goldstein D. B., Patel N., 2007. Evolution. Cold Spring Harbor Laboratory Press, New York.

Bateson W., 1894. Materials for the Study of Variation. McMillan, London.

Batty C. J., Crewe P., Grafen A., Gratwick R., 2014. Foundations of a mathematical theory of darwinism. Journal of mathematical biology 69(2) : 295-334. (doi :10.1007/s00285-013-0706-2)

Baum D. A. & S. T. Smith, 2013. Tree Thinking, an Introduction to Phylogenetic Biology. Roberts & Company Publishers Greenwood, Colorado.

Baumiller, T. K., 1993. Survivorship analysis of Paleozoic Crinoidea: Effect of filter morphology on evolutionary rates. Paleobiology 19 : 304-321.

Bauwens D. & Thoen C., 1981. Escape tactics and vulnerability to predation associated with reproduction in the lizard *Lacerta vivipara*. Journal Animal Ecology 50 : 733-743.

Beadle G. W. & Tatum E. L., 1941. Genetic control of biochemical reactions in *Neurospora*. PNAS USA 27(11) : 499-506.

Beans, C. M., 2014. The case for character displacement in plants. Ecology and evolution 4 : 852-865.

Beard K. C., 2008. The oldest North American primate and mammalian biogeography during the Paleocene-Eocene Thermal Maximum. PNAS USA

105 : 3815-3818.

Beard K. C. & Dawson M. R., 1999. Intercontinental dispersal of Holarctic land mammals near the Paleocene-Eocene boundary: Paleogeographic, paleoclimatic and biostratigraphic implications. Bulletin de la société géologique de France, 170 : 697-706.

Becks L. & Agrawal A. F., 2012. The evolution of sex is favoured during adaptation to new environments. PLOS Biol 10.

Becks L. & Alavi Y., 2015. Using microevolution to explain the macroevolutionary observations for the evolution of sex. In Serrelli E. & Gontier N. (eds.). Macroevolution, Interdisciplinary Evolution Research 2. Pp 279-299, Springer, Heidelberg.

Beddington J. R., Free C. A., Lawton J. H., 1976. Concepts of stability and resilience in predator-prey models. Journal of animal ecology 45 : 791-816.

Begun D. J. & Aquadro C. F., 1992. Levels of naturally occurring DNA polymorphism correlated with recombination rates in *D. melanogaster*. Nature 356 : 519-520.

Begun D. J., Holloway A. K., Stevens K., Hillier L. W., Poh Y. et al., 2007. Population genomics: Whole-genome analysis of polymorphism and divergence in *Drosophila simulans*. PloS Biology 5 : 2534-2559.

Behrensmeyer A., Damuth J., DiMichele W., Potts R., Sues H-D, Wing S., 1992. Terrestrial Ecosystems through Time. University of Chicago Press, Chicago.

Beldade P., Koops K., Brakefield P. M., 2002. Developmental constraints versus flexibility in morphological evolution. Nature 416 : 844-847.

Bell G., 1982. The Masterpiece of Nature. The Evolution and Genetics of Sexuality. Croom Helm Bernstein, London, UK.

Bell G., 1997. Selection, The Mechanism of Evolution. Chapman & Hall, New York.

Bell G., 2001. Neutral macroecology. Science 293 : 2413-2418.

Bell G., 2009. The poverty of the protists. In Butlin R., Bridle J., Schluter D. (eds.), Speciation and Patterns of Diversity. Pp 46-58, Ecological Reviews, Cambridge University Press, Cambridge.

Bell G., 2010. Fluctuating selection: The perpetual renewal of adaptation in variable environments. Philosophical transactions of the royal society B365 : 87-97.

Bell M. A. & Foster S. A., 1994. The Evolutionary Biology of the Threespine Stickleback. Oxford University Press, Oxford.

Bennett A. F. & Lenski R. E., 2007. An experimental test of evolutionary trade-offs during temperature adaptation. PNAS USA 104 suppl. 1 : 8649-8654.

Benton, M. J., 1987. Progress and competition in macroevolution. Biological reviews, 62: 305-338.

Benton, M. J., (ed.), 1993. Fossil Record 2. Chapman & Hall, New York.

Benton, M. J., 1995. Diversification and the history of life. Science 268 : 52-58.

Benton, M. J., 1996. On the non prevalence of competitive replacement in the evolution of tetrapods. In: Jablonski, D., Erwin, D., Lipps, J. (eds.),Evolutionary Paleobiology. Pp185-210, University of Chicago Press, Chicago.

Benton M. J., Wills M., Hitchin R., 2000. Quality of the fossil record through time. Nature 403 : 534-538.

Benton M. J. & Emerson B. C., 2007. How did life become so diverse? The dynamics of diversification according to the fossil record and molecular phylogenetics. Palaeontology 50(1) : 23-40.

Benton T. G. & Grant A., 2000. Evolutionary fitness in ecology: Comparing measures of fitness in stochastic, density-dependent environments. Evolutionary ecology research 2 : 769-786.

Beraldi-Campesi H., 2013. Early life on land and the first terrestrial ecosystems. Ecological processes 2013, 2 : 1-17.

Berggren W. & Prothero D. 1992. Eocene-Oligocene climatic and biotic evolution: An Overview. In Prothero D. & Berggren W. (eds.), Eocene-Oligocene Climatic and Biotic Evolution. Pp 1-28, Princeton University Press, New Jersey.

Bergmann C., 1847. Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse. Göttinger Studien, V.1: 595-798.

Berlocher S. H. & Feder J. L., 2002. Sympatric speciation in phytophagous insects: Moving beyond controversy ? Annual review of entomology 47 : 773-815.

Bernard C., 1878. Leçons sur les Phénomènes de la Vie Communs aux Animaux et aux Végétaux. Baillière J. B. et Fils., Paris.

Bernstein H., Byers G., Michod R., 1981. Evolution of sexual reproduction: Importance of DNA repair, complementation, and variation. American naturalist 117 : 537-549.

Bernstein H., Byerly H., Hopf F., Michod R., 1984. Origin of sex. Journal of theoretical biology 110(3) : 323-351.

Bernstein H., Byerly H. C., Hopf F. A., Michod R. E., 1985. The evolutionary role of recombinational repair and sex. International review of cytology 96 :1-28.

Bernstein H., Hopf F., Michod R., 1988. Is meiotic recombination an adaptation for repairing DNA, producing genetic variation, or both ? In

Michod R. & Levin B. (eds.). The Evolution of Sex: An Examination of Current Ideas. Pp 139-160, Sinauer, Sunderland, MA.

Bertalanffy (von) L., 1957. Quantitative laws in metabolism and growth. Quarterly review of biology 32 : 217-231.

Bhardwaj N., Kim P. M., Gerstein M. B., 2010. Rewiring of transcriptional regulatory networks: Hierarchy, rather than connectivity, better reflects the importance of regulators. Science signaling 3(146), ra 79.

Birdsell J. & Wills C., 2003. The evolutionary origin and maintenance of sexual recombination: A review of contemporary models. MacIntyre R. & Clegg M. (eds.). Evolutionary Biology 33. 27-138.

Birky C. W., 2004. Bdelloid rotifers revisited. PNAS USA 101(9) : 2651-2652.

Blanc C. P., 1982. Les Iguanes. La Recherche, 139 : 1398-1408.

Blanckenhorn W. U., 2000. The evolution of body size: What keeps organisms small ? The Quarterly review of biology 75(4) :385-407.

Blewitt M. E., Vickaryous N. K., Paldi A., Koseki H., Whitelaw E., 2006. Dynamic reprogramming of DNA methylation at an epigenetically sensitive allele in mice. Plos genetics 2 : e49.

Blom, M. P., Horner P., Moritz C., 2016. Convergence across a continent : Adaptive diversification in a recent radiation of Australian lizards. Proceedings royal society B 283 : 20160181.

Blondel J., 1995. Biogéographie, Approche Écologique et Évolutive. Masson, Paris.

Blondel J., Dias P. C., Maistre M., Perret P., 1993. Habitat heterogeneity and life-history variation of Mediterranean blue tits (*Parus caeruleus*). The auk 110(3) : 511-520.

Blondel L., Baillie L., Quinton J., Alemu J. B., Paterson I., Hendry A. P., Bentzen P., 2019. Evidence for contemporary and historical gene flow between guppy populations in different watersheds, with a test for associations with adaptive traits. Ecology and Evolution 9 : 4504-4517.

Blount Z. D., Borland C. Z., Lenski R. E., 2008. Historical contingency and the evolution of a key innovation in an experimental population of *Escherichia coli*. PNAS USA 105 : 7899-7906.

Blount Z. D., Barrick J. E., Davidson C. J., Lenski R. E., 2012. Genomic analysis of a key innovation in an experimental *Escherichia coli* population. Nature, 489 : 513-518.

Boenigk J., Wodniok S., Glücksman E., 2015. Biodiversity and Earth History. Springer Verlag, Berlin.

Bokma F., 2015. Evolution as a largely autonomous process. In Serrelli E. & Gontier N. (eds.), Macroevolution, Explanation, Interpretation and

Evidence. Pp 87-112, Interdisciplinary Evolution Research 2, Springer, Berlin.

Boletzky S. V., 1978. Nos connaissances actuelles sur le développement des octopodes. Vie Milieu 28 : 85-120.

Boletzky S. V., 1997. Developmental constraints and heterochrony: A new look at offspring size in cephalopod molluscs. Geobios 30 (Suppl 2) : 267-275.

Boletzky S. V., 2003. A lower limit to adult size in coleoid cephalopods: Elements of a discussion. Berliner Paläobiologische Abhandlungen 03 : 019-028.

Bolnick D. I. & Kitzpatrick B. M., 2007. Sympatric speciation: Models and empirical evidence. Annual review of ecology evolution and systematics 38 : 459-487.

Bolnick D. I., Near T. J., Wainwright P. C., 2006. Body size divergence promotes post-zygotic reproductive isolation in centrarchids. Evolutionary ecology research 8 : 903-913.

Boltzmann L., 1905. The second law of thermodynamics. In Populäre Schriften, Barth J. A., Leipzig : 25-50.

Bonduriansky R., 2011. Sexual selection and conflict as engines of ecological diversification. American naturalist 178 : 729-745.

Bonduriansky R. & Day T., 2018. Extended Heredity. Princeton University Press, Princeton.

Bonnet A., Grosso A. R., Elkaoutari A., Coleno E., Presle A., Sridhara S., Janbon G., Géli V., Almeida S. F., Palancade B., 2017. Introns protect eukaryotic genomes from transcription-associated genetic instability. Molecular cell 67(4) : 608-621.

Borsuk-Bialynicka, M. & Alifanov, V., 1991. First asiatic 'Iguanid' lizards in the late Cretaceous of Mongolia. Acta Palaeontologica Polonica 36 (3): 325-342.

Bosak T., Mariotti G., Macdonald F. A., Perron T., Pruss S., 2013. Microbial sedimentology of stromatolites in Neoproterozoic cap carbonates. In Bush A., Pruss S., Payne J. (eds.), Ecosystem Paleobiology and Geobiology. Pp 51-75, The Paleontological Society Papers, Vol. 19.

Boucot, A. J., 1996. Épilogue. Palaeeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 127 : 339-359.

Boucot A. J., 2009. Punctuated equilibrium versus community evolution. In Sepkoski D. & Ruse M. (eds.), The Paleobiological Revolution, 433-438, University of Chicago Press, Chicago.

Boughman J. W., 2017. Speciation and sexual selection. In Losos J. (ed.), The Princeton Guide to Evolution. Pp. 522-530, Princeton University Press,

Princeton.

Bourque G., Burns K. H., Gehring M., Gorbunova V., Seluanov A., Hammell M., Imbeault M., Izsvak Z., Levin H. L., Macfarlan T., Mager D. L., Feschotte C., 2018. Ten things you should know about transposable elements. Genome biology 19 : 199.

Bourrat P., 2019. Transitions in evolution: A formal analysis. Synthese, Springer https://doi.org/10.1007/s11229-019-02307-5

Boutilier R. G., West T. G., Pogson G. H., Mesa K. A., Wells J., Wells M. J., 1996. *Nautilus* and the art of metabolic maintenance. Nature, 382 : 534-536.

Boyajian G. E., 1986. Phanerozoic trends in background extinction ; consequences of an aging fauna. Geology 14 : 955-958.

Boyajian G. E., 1991. Taxon age and selectivity of extinction. Paleobiology 17 : 49-57.

Braakman R. & Smith E., 2013. The compositional and evolutionary logic of metabolism. Physical biology 10(1):011001, doi : 10.1088.

Bradshaw A. D., 1991. Genostasis and the limits to evolution. Philosophical Transactions Royal Society London B, 333 : 289-305.

Bradshaw D., 2003. Vertebrate Ecophysiology. Cambridge University Press, Cambridge.

Brady S. P., Bolnick D. I., Angert A. L., Gonzalez A. et al., 2019 a. Causes of maladaptation. Evolutionary applications 2019, 12 : 1229-1242.

Brady S. P., Bolnick D. I., Barrett R. D., Chapman L. et al., 2019 b. Understanding maladaptation by uniting ecological and evolutionary perspectives. The american naturalist, 194(4) : 495-515.

Brandon R. N., 1990. Adaptation and Environment. Princeton University Press, Princeton.

Brayard A. & Bucher H., 2015. Permian-Triassic Extinctions and Rediversifications. In Klug C., Korn D., De Baets K., Kruta I. & Mapes R. H. (eds.), Ammonoid Paleobiology: From Macroevolution to Paleogeography, Part 1. Pp 465-473, Topics in Geobiology, 44. Springer, Berlin.

Brenner S., 1998. The impact of society on science. Science 282(5393) : 1411-1412.

Brochier-Armanet C.& Forterre P., 2006. Widespread distribution of archaeal reverse gyrase in thermophilic bacteria suggests a complex history of vertical inheritance and lateral gene transfers. Archaea 2(2) : 83-93.

Brochmann C., Brysting A. K., Alsos I. G., Borgen L., Grundt H. H., Scheen A. C., Elven R. 2004. Polyploidy in arctic plants. Biological journal of the Linnean society 82(4) : 521-536.

Brookhurst M. A., Chapman T., King K. C., Mank J. E., Paterson S., Hurst

D. D., 2018. Running with the Red Queen: The role of biotic conflicts in evolution. Proceedings royal Society B 281 : 20141382. http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2014.1382.

Bromham L., 2011. The small picture approach to the big picture: Using DNA sequences to investigate the diversification of animal body plans. In Calcott B. & Sterelny K. (eds.). The Major Transitions in Evolution Revisited. MIT Press, Cambridge Ma.

Bromham L., 2016. Testing hypotheses in macroevolution. Studies in history and philosophy of science 55 : 47-59.

Bromham L. & Cardillo M., 2019. Origins of Biodiversity. Oxford University Press, Oxford.

Brommer J. E., Gustafsson H., Pietiäinen H., Merilä J., 2004. Single-generation estimates of individual fitness as proxies for long-term genetic contribution. American Naturalist 163 : 505-517.

Brookfield J., 2002. Review of genes, categories and species by Jody Hey. Genetics Research 79: 107-108.

Brooks D. R. & McLennan D. A., 1991. Phylogeny, Ecology, and Behavior: A Research Program in Comparative Biology. University of Chicago Press, Chicago.

Brown Jr W., Wilson E. O., 1956. Character displacement. Systematic Zoology 5 : 49-64.

Brown J. H., 1981. Two decades of homage to Santa Rosalia: Toward a general theory of diversity. American zoologist 21 : 877-888.

Brown J. H. & Kodric-Brown A., 1977. Turnover rates in insular biogeography. Effect of immigration on extinction. Ecology 58 : 445-449.

Brown J. H. & Lomolino M. V., 1998. Biogeography, 2de Édition. Sinauer Associates, Sunderland, MA.

Brown J. H. & Sibly R. M., 2006. Life-History evolution under a production constraint. PNAS, USA 103 (47) : 17595-17599.

Brown J. H., Gillooly J. F., Allen A. P., Savage V. M. & West G. B., 2004. Towards a metabolic theory of ecology. Ecology 85 : 1771-1789.

Brusca R. C., Moore W., Shuster S., 2016. Invertebrates, Chapter 9. Sinauer Associates, Oxford University Press, Oxford.

Budd A. F. & Pandolfi J. M., 2016. Contrasting patterns of speciation in reef corals and their relationship to population connectivity. In Allmon W. A. & Yacobucci M. (eds.), Species + Speciation in the Fossil Record. Pp 217-237, University of Chicago Press, Chicago.

Budd A. F., Nunes F.L., Weil E., Pandolfi J. M., 2012. Polymorphism in a common Atlantic reef coral (*Montastraea cavernosa*) and its long-term evolutionary implications. Evolutionary Ecology 26 : 265-290.

Buerkle C. A., Morris R. J., Asmussen M. A., Rieseberg L. H., 2000. The likelihood of homoploïd hybrid speciation. Heredity 84 : 441-451.

Buffetaut E., 1994., Les dinosaures. Que Sais-Je.

Bürger R. & Lynch M., 1995. Evolution and extinction in a changing environment: A quantitative-genetic analysis. Evolution 49 : 151-163.

Bürger R., 2000. The Mathematical Theory of Selection, Recombination, and Mutation. John Wiley & Sons, New York.

Bush G. L., 1969. Sympatric host race formation and speciation in frugivorous flies of genus *Rhagoletis* (Diptera-Tephritidae). Evolution 23 : 237-251.

Bush G. L., Case S. M., Wilson A. C., Patton J. L., 1977. Rapid speciation and chromosome evolution in mammals. PNAS USA 74 : 3942-3946.

Bushman F., 2002. Lateral DNA transfer: Mechanisms and consequences. Cold Spring Harbor Laboratory Press, Cold Spring Harbor, New York.

Buss L. W., 2007. The Evolution of Individuality. Princeton University Press, Princeton.

Butlin R., Bridle J., Schluter D. (eds)., 2009. Speciation and Patterns of Diversity. Ecological Reviews, Cambridge University Press, Cambridge.

Butlin R. & The Marie Curie Speciation Network, 2012. What do we need to know about speciation ? Trends in ecology and evolution 27(1) : 27-39.

Butte A. J. & Kohane I. S., 1999. Unsupervised knowledge discovery in medical databases using relevance networks. Proceedings of the AMIA symposium, 1999.

Cai Y., 2022. Evolutionary coexistence in a metacommunity: Competition-colonization trade-off, ownership effects, environmental fluctuations. Journal of theoretical biology 533

https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2021.110944

Cain A. J., 1989. The perfection of animals. Biological journal of the Linnean Society 36(1-2) : 3-29.

Calcagno V., Mouquet N., Jarne P., David P., 2006. Coexistence in a metacommunity: The competition-colonization trade-off is not dead. Ecology letters 9 : 897-907.

Calder W. A. III. 1984. Size, Function and Life History. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

Calow S., 1987. Fact and theory – an overview. In Boyle P. R. (ed.), Cephalopod Life Cycles, vol. II : Comparative Reviews. Pp 351-365, Academic Press, London.

Cariou E., Elmi S., Mangold C., 1990. *Securisites*, new genus (Ammonitina, Jurassic) and its phylogenetic position in the family Oppeliidae: An example of iterative evolution. Comptes rendus de l'académie des

sciences, II Sciences de la terre 315 : 1267-1273.

Carlquist, S., 1974. Island Biology. Columbia University Press, New York.

Carlson S. M., Hendry A. P., Letcher B. H., 2004. Natural selection acting on body size, growth rate and compensatory growth: An empirical test in a wild trout population. Evolutionary Ecology Research 6 : 955-973.

Carpenter K., Abrar, M., Aeby G., Aronson R., Banks S., Bruckner A., Chiriboga A. et al., 2008. One-Third of reef-building corals face elevated extinction risk from climate change and local impacts. Science 321(5888) : 560-563.

Carroll S. B., Grenier J. K., Weatherbee S. D., 2001. From DNA to Diversity. Blackwell Science. University of California, Berkeley.

Carson H. L. & Templeton A. R., 1984. Genetic revolutions in relation to speciation phenomena: The founding of new populations. Annual review ecology systematic 15 : 97-131.

Castelló M. E., Rodriguez-Cattáneo A., Aguilera P. A., Iribarne L., Pereira A. C., Caputi A. A., 2009. Waveform generation in the weakly electric fish *Gymnotus coropinae* (Hoedeman) : the electric organ and the electric organ discharge. Journal of experimental biology 212 : 1351-1364.

Caswell H., 1978. Predator mediated co-existence: A non-equilibrium model. American naturalist 112 : 127-154.

Cavelier-Smith T., 1985. The Evolution of Genome Size. Wiley, Chichester.

Cavelier-Smith T., 1987. The origin of eukaryotic and archaebacterial cells. Annals of the New York academy of sciences 503 : 17-54.

Cavalier-Smith T., 2002. Origins of the machinery of recombination and sex. Heredity 88 : 125-141.

Ceballos G., Ehrlich P., Dirzo R., 2017. Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. PNAS USA 114(30) : E6089-E6096

Černaňský A. & Smith, K. 2018. Eolacertidae: A new extinct clade of lizards from the Paleogene with comments on the origin of the dominant European reptile group – Lacertidae. Historical Biology, 30(7): 994-1014.

Černaňský A., Klembara J., Müller J., 2016. The new rare record of the late Oligocene lizards and amphisbaenians from Germany and its impact on our knowledge of the European terminal Palaeogene. Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments 96(4) : 559-587.

Chaline J., (ed.), 1983. Modalités, Rythmes et Mécanismes de l'Évolution Biologique. Colloques internationaux du CNRS, 330 : 201-209.

Chan N. R., 2017. Morphospaces of functionally analogous traits show ecological separation between birds and pterosaurs. Proceedings of the royal

society B : Biological sciences 284 (1865), 20171556

Chang S-L., Lai H-Y., Tung S-Y., Leu J.-Y., 2013. Dynamic large-scale chromosomal rearrangements fuel rapid adaptation in yeast population. PloS genetics 2013, 9(1) : e1003232. doi : 10.1371

Charlesworth B., 1980. Evolution in Age-Structured Populations. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Charlesworth B., 1990. The evolutionary genetics of adaptations. In Nitecki M.H. (ed.), Evolutionary Innovations. Pp 47-70, University of Chicago Press, Chicago.

Charlesworth B., 2012. The effects of deleterious mutations on evolution at linked sites. Genetics 190 : 5-22.

Charlesworth B., Morgan M.T., Charlesworth D., 1993. The effect of deleterious mutations on neutral molecular variation. Genetics 134 : 1289-1303.

Charlesworth D., Barton N. H., Charlesworth B., 2017. The sources of adaptive variation. Proceedings royal society London, B 284(1855) ; 20162864

Charnov E. L., 1989. Natural selection on age of maturity in shrimp. Evolutionary ecology 3 : 236-239.

Charnov E. L., 1991. Evolution of life history variation among female mammals. PNAS, USA 88 : 1134-1137.

Charnov E. L., 2004. The optimal balance between growth rate and survival in mammals. Evolutionary Ecology Research 6 : 307-313.

Charnov E. L. & Krebs J. R., 1974. On clutch-size and fitness. Ibis 116 : 217-219.

Chase J. & Leibold M., 2003. Ecological Niches. Linking Classical and Contemporary Approaches. University of Chicago Press, Chicago.

Châteauneuf J. J., 1980. Évolution de la flore et variations climatiques dans les bassins d'Europe occidentale au Paléogène. Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle B27 : 219-231.

Chave J., 2004. Neutral theory and community ecology. Ecology letters 7 : 241-253.

Chen Z. Q. & Benton M. J., 2012. The timing and pattern of biotic recovery following the end-Permian mass extinction. Nature Geoscience 5: 375-383.

Chesson P., 1991. A need for niches ? Trends ecology and evolution 6 : 26-28.

Chesson P., 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. Annual review of ecology and systematics 31 : 343-366.

Chester S., Bloch J., Secord R., Boyer D., 2010. A new small-bodied

species of *Palaeonictis* (Creodonta, Oxyaenidae) from the Paleocene-Eocene Thermal Maximum. Journal Mammal Evolution 17 : 227-243.

Chiyomaru K. & Takemoto K., 2020. Revisiting the hypothesis of an energetic barrier to genome complexity between eukaryotes and prokaryotes. Royal society open science 7 : 191859.

Chomicki G., Weber M., Antonelli A., Bascompte J., Kiers T., 2019. The impact of mutualisms on species richness. Trends in ecology and evolution 34(8) : 698-711.

Chouard T., 2010. Revenge of the hopeful monster. Nature 463 : 864-867.

Chuang A. & Peterson C. R., 2016. Expanding population edges: Theories, traits, and trade-offs. Global change biology 22(2) : 494-512.

Ciliberti S., Martin O. C., Wagner A., 2007 a. Circuit topology and the evolution of robustness in complex regulatory gene networks. PloS computational biology 3(2) : e15.

Ciliberti S., Martin O. C., Wagner A., 2007 b. Innovation and robustness in complex regulatory gene networks. PNAS USA 104 : 13591-13596.

Clausen R. E. & Goodspeed T. H., 1925. Interspecific hybridization in Nicotiana. II. A tetraploid *Glutinosa-Tabacum* hybrid, an experimental verification of Winge's hypothesis. Genetics 10(3) : 278-284.

Clausius R., 1865. On the application of the theorem of the equivalence of transformations to interior work. In Archer Hirst T. (ed.), The Mechanical Theory of Heat, Fourth memoir. Pp 215-250, J. Van Voorst, London.

Cleal C. J., Uhl D., Cascales-Minana B., Thomas B. A. Bashforth A. R. et al., 2012. Plant biodiversity changes in Carboniferous tropical wetlands. Earth science review 114 : 124-155.

Cockell C. (ed.), 2007. Earth-Life System. Cambridge University Press, Cambridge.

Cody M. L., 1966. A general theory of clutch size. Evolution 20 : 174-184.

Cohen P. A. & Macdonald F. A., 2015. The Proterozoic record of eukaryotes. Paleobiology 41 (4) : 610-632.

Colautti R. I. & Barrett S. C., 2013. Rapid adaptation to climate facilitates range expansion of an invasive plant. Science 342(6156) : 364-366.

Colegrave N., Kaltz O., Bell G., 2002. The ecology and genetics of fitness in *Chlamydomonas*. 8. The dynamics of adaptation to novel environments after a single episode of sex. Evolution 56 : 14-21.

Coluzzi M., 1982. Spatial distribution of chromosomal inversions and speciation in Anopheline mosquitoes. Progress in clinical and biological research 96 : 143-153.

Conant G. C. & Wolfe K. H., 2008. Turning a hobby into a job: How duplicated genes find new functions. Nature reviews genetics 9 : 938-950.

Connell J. H., 1980. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. Oikos 35 : 131-138.

Conner J. K., 2012. Quantitative genetic approaches to evolutionary constraint : How useful ? Evolution 66 : 3313-3320.

Conway Morris S., 2003. Life's Solution. Cambridge University Press, Cambridge.

Cooper S. & Helmstetter C. E., 1968. Chromosome replication and the division cycle of *Escherichia coli*. Journal of molecular biology 31 : 519-540.

Cope E. D., 1896. The Primary Factors of Organic Evolution. Open Court Publishing Company, Chicago.

Corliss J. B., Dymond J., Gordon L. I., Edmond J. M., von Herzen R. P., Ballard R. D., Green K., Williams D., Bainbridge A., Crane K., Van Andel T. H., 1979. Submarine thermal springs on the Galapagos rift. Science, 203 : 1073-1083.

Corliss J. B., Baross J. A., Hoffman S. E., 1980. Submarine hydrothermal systems: A probable site for the origin of life. Oregon state university school of oceanography 80-7 : 1- 44.

Courchamp F., Clutton-Brock T., Grenfell B., 1999. Inverse density dependence and the Allee effect. Trends in ecology & evolution 14 : 405-410.

Coyne J. A. & Price T. D., 2000. Little evidence for sympatric speciation in island birds. Evolution 54 : 2166-2171.

Coyne J. A. & Orr H. A., 2004. Speciation. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

Coyne J. A., Barton N. H. Turelli M., 1997. Perspective : A critique of Sewall Wright's shifting balance theory of evolution. Evolution 51 : 643-671.

Coyne J. A., Barton N. H. Turelli M., 2000. Is Wright's shifting balance process important in evolution ? Evolution 54 : 306-317.

Cracraft J., 1982. A nonequilibrium theory for the rate-control of speciation and extinction and the origin of macroevolutionary patterns. Systematic Biology 31 : 348-365.

Craig N., Craigie R., Gellert M., Lambowitz A. M., 2002. Mobile DNA II. American Society for Microbiology Press, Washington.

Crame, J. A. & Owen A. W. (eds.), 2002. Palaeobiogeography and Biodiversity Change: The Ordovician and Mesozoic-Cenozoic Radiations. Geological Society Special Publication, 194.

Crame J. A. & Rosen B. R., 2002. Cenozoic palaeogeography and the rise of modern biodiversity patterns. In Crame, J. A. & Owen A.W. (eds.), 2002. Palaeobiogeography and Biodiversity Change: The Ordovician and Mesozoic-Cenozoic Radiations. Geological Society Special Publication, London 194 : 153-168.

Crampton J. S., Beu A. G., Cooper R. A., Jones C. M., Matcham I., Foote M., Marshall B. A., Maxwell P. A., 2006. The ark was full ! Constant to declining Cenozoic shallow marine biodiversity on an isolated midlatitude continent. Paleobiology 32 : 509-532.

Crick F., 1958. On protein synthesis. Symposia of the society for experimental biology 12 : 138-163.

Crick F., 1970. Central dogma of molecular biology. Nature, 227 : 561-563.

Crick F., 1981. Life Itself: Its Origin and Nature. Simon & Schuster, New York Crispo E. & Chapman L. J., 2010. Geographic variation in phenotypic plasticity in response to dissolved oxygen in a cichlid fish. Journal of evolutionary biology 23 : 2091-2103.

Crow J. F. & Kimura M., 1970. An Introduction to Population Genetics Theory. Harper and Row, New York.

Cubas P., Vincent C., Coen E., 1999. An epigenetic mutation responsible for natural variation in floral symmetry. Nature 401 : 157-161.

Culina A., Linton D. M., Pradel R., Bouwhuis S., Macdonald D. W., 2019. Live fast, don't die young: Survival-reproduction trade-offs in long-lived income breeders. Journal of animal ecology 88 : 746-756.

Cutter A. D. & Payseur B. A., 2003. Rates of deleterious mutation and the evolution of sex in *Caenorhabditis*. Journal of evolutionary biology 16 : 812-822.

Cutter A. D. & Payseur B. A., 2013. Genomics signatures of selection at linked sites: Unifying the disparity among species. Nature reviews genetics 14(4) : 262-274.

Cuvier J. L., 1798. Manuscrit non publié MS628, Bibliothèque Centrale, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

Czekanski-Moir J. E. & Rundell R., 2019. The ecology of nonecological speciation and nonadaptive radiations. Trends in ecology and evolution 34(5): 400-415.

Dagley S. & Nicholson D. E., 1970. An Introduction to Metabolic Pathways. Blackwell Scientific, Oxford.

Dagys A. S., 1988. Major features of the geographic differentiation of Triassic ammonoids. In Wiedmann J, Kullmann J. (eds.), Cephalopods Present and Past. Pp 341 – 349, Schweizerbart'sche Verlag, Stuttgart.

Dambroski H. R. & Feder J. L., 2007. Host plant and latitude-related diapause variation in *Rhagoletis pomonella*: A test for multifaceted life history adaptation on different stages of diapause development. Journal of evolutionary biology 20 : 2101-2112.

Dance A., 2017. Persistent epigenetic memory. Bio techniques 63 :

102-103.

Dargent F., Chen L., Fussmann G. F., Ghalambor C. K., Hendry A. P., 2019. Female preference for novel males constrains the contemporary evolution of assortative mating in guppies. Behavioral ecology 30(3) : 646-657.

Darlington P. J., 1948. The geographical distribution of cold-blooded vertebrates. The quarterly review of biology 23 : 1-26.

Darlington C. D., 1958. The Evolution of Genetic Systems, 2e Ed., Basic Books Inc., New York.

Darwin C., 1859. On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for life. J. Murray, London.

Darwin C., 1862. On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilized by insects, and on the good effects of intercrossing. John Murray, London.

Darwin C., 1871. The descent of man, and selection in relation to sex. John Murray, London.

DaSilva J. & Bell G., 1996. The ecology and genetics of fitness in *Chlamydomonas*. 7. The effect of sex on the variance in fitness and mean fitness. Evolution 50 : 1705-1713.

David P. & Samadi S., 2011. La Théorie de l'Evolution. Une logique pour la biologie. Champs Sciences, Flammarion.

Dawkins R., 1976. The Selfish Gene. Oxford University Press, Oxford.

Deamer D. & Szostak J. W. (eds.), 2011. The Origins of Life. Cold Spring Harbor Laboratory Press, Cold Spring Harbor, New yok.

De Baets K., Klug C., Korn D. & Landman N. H., 2012. Early evolutionary trends in Ammonoid embryonic development. Evolution 66 : 1788-1806.

De Baets K., Bert D., Hofmann R., Monnet C., Yacobucci M.M., Klug C., 2015. Ammonoid intraspecific variability. In Klug C., Korn D., De Baets K., Kruta I. & Mapes R. H. (eds.), Ammonoid Paleobiology: From Anatomy to Ecology, Part 2. Pp 497-553, Topics in Geobiology, Springer Berlin 44.

Debord G., 1967. La Société du Spectacle. Buchet-Chastel, Paris.

Delanoy G. & Poupon A., 1992. About the genus *Lytocrioceras* Spath, 1924: (Ammonoidea, Ancyloceratina).Geobios 25 : 367-382.

Delcourt H. R. & Delcourt P. A., 1991. Quaternary Ecology, a Paleoecological Perspective. Chapman & Hall, London.

Delibes M., Gaona P., Ferreras P., 2001. Effects of an attractive sink leading into maladaptative habitat selection. American Naturalist, 158(3) : 277-285.

Delsol M., Flatin J., Mouterde R. & Ruget C., 1983. Analyse critique de certaines formulations des théories évolutionnistes. In Chaline J., (ed.), Modalités, Rythmes et Mécanismes de l'Évolution biologique. Pp 43-49, Colloques internationaux du CNRS, 330.

Depew D. J. & Weber B. H., 1995. Darwinism evolving: Systems dynamics and the genealogy of natural selection, MIT Press, Cambridge Massachusetts.

De Queiroz K. 1998. The general lineage concept of species, species criteria, and the process of speciation: A conceptual unification and terminological recommendations. In Howard D. J. & Berlocher S. H. (eds.), Endless Forms: Species and Speciation. Pp : 57-75, Oxford University Press, New York.

Devillers C. & Tintant H., 1996. Questions sur la Théorie de l'Évolution. Presses Universitaires de France, Paris.

De Vries H., 1901-1903. Die mutationstheorie. Vol. I and II. Verlag von Veit and Company, Leipzig.

Diamond J. M., 1975. Assembly of species communities. In Cody M. L. & Diamond J. M. (eds.), Ecology and Evolution of Communities, pp. 342-444. Harvard University Press, Cambridge, MA.

Dias P. C., 1996. Sources and sinks in population biology. Trends in ecology and evolution 11 : 326-330.

DiBattista J. D., Feldheim K. A., Gruber S. H., Hendry A. P., 2007. When bigger is not better : Selection against large size, high condition and fast growth in juvenile lemon sharks. Journal of evolutionary biology 20 : 201-212.

Dickerson R. & Geis I., 1983. Hemoglobin: Structure, Function, Evolution and Pathology : The Benjamin/Cummings Publishing Co, Inc., Menlo Park, California.

Dieckmann U. & Doebeli M., 1999. On the origin of species by sympatric speciation. Nature 400 : 354-357.

Dieckmann U, Doebeli M., Metz J. A., Tautz D. (eds.), 2004. Adaptive Speciation. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Di Lampedusa Tomasi, 1959. Le Guépard, traduction de F. Roche-Pézard, Seuil, Paris.

Dobson F. S., 2007. A lifestyle view of life-history evolution. PNAS USA 104 (45) : 17565-17566.

Dobson F. S. & Madan K. O., 2007. Fast and slow life histories of mammals. Ecoscience14(3): 292-297.

Dobzhansky T., 1935. A critique of the species concept in biology. Philosophy of science 2(3) : 344-355.

Dobzhansky T. 1937. Genetics and the Origin of Species. Columbia University Press, New York.

Dobzhansky T., 1940. Speciation as a stage in evolutionary divergence. American Naturalist 74 : 312-321.

Dobzhansky T., 1950. Genetics of natural populations XIX Origin of heterosis through natural selection in populations of *Drosophila pseudoobscura*. Genetics 35 : 288-302.

Dodd M., Papineau D., Grenne T., Slack J., Rittner M., Pirajno F., O'Neil J., Little C., 2017. Evidence for early life in earth's oldest hydrothermal vent precipitates. Nature 543 : 60-64.

Dodds W. K., 2009. Laws, Theories, and Patterns in Ecology. University of California Press, Berkeley.

Doherty P.F., Sorci G., Royle J. A., Hines J. E., Nichols J. D., Boulinier T., 2003. Sexual selection affects local extinction and turnover in bird communities. PNAS USA 100 : 5858-5862.

Dollo L., 1893. Les lois de l'évolution. Bulletin de la société belge de géologie, paléontologie et hydrologie, Vol. VII : 164-166.

Dommergues J-L., Mouterde R., Rivas P., 1984. A false polymorphism: *Dubariceras*, new genus of the Ammonitina from the Mesogean Carixian. Geobios 17 : 831-839.

Doolittle W.F., 2000. Uprooting the tree of life. Scientific American 282(6) : 90-95.

Doolittle W.F., Sapienza C., 1980. Selfish genes, the phenotype paradigm and genome evolution. Nature 284 : 601-603.

D'Orbigny A., 1849-1852. Cours élémentaire de paléontologie et de géologie stratigraphiques. Premier volume 1-299, Tome second, fascicule I, 1-382. Tome second, fascicule II, 383-847, Paris, Masson.

Dorme M., 2022. Régulation spatiale des cassures d'ADN double-brin méiotiques chez *Saccharomyces cerevisiae* : rôle de la protéine kinase Tel1. Thèse de doctorat, Université Aix-Marseille.

Doubleday Z. A., Prowse T. A., Arkhipkin A., Pierce G. J., Semmens J., Steer M., Leporati S. C., Lourenço S., Quetglas A., Sauer W., Gillanders B. M., 2016. Global proliferation of cephalopods. Current biology 26 : R406-R407.

Doudna J., 2000. Structural genomics of RNA. Nature structural biology 7 : 954-956.

Drake J. W., 1974. The role of mutation in bacterial evolution. Symposium ot the society for general microbiology 24 :41-58.

Drake J. W., 1999. The distribution of rates of spontaneous mutation over viruses, prokaryotes and eukaryotes. Annals of the New York Academy of

sciences 18 : 100-107.

Drès M. & Mallet J., 2002. Host races in plant-feeding insects and their importance in sympatric speciation. Philosophical transactions of the royal society of London series B. Biological Sciences 357 : 471-492.

Dressler R. L., 1981. The Orchids: Natural History and Classification. Harvard University Press, Cambridge MA.

Drury W.H., 1998. Chance and Change. University of California Press, Berkeley.

Dubin M. J., Zhang P., Meng D., Remigereau M., Osborne E.J., Casale F.P., Drewe P. et al., 2015. DNA methylation in *Arabidopsis* has a genetic basis and shows evidence of local adaptation. eLife 4 : e05255.

Duboule D., 1994. How to make a limb ? Science 266 (5185) : 575-76.

Duboule D., 2007. The rise and fall of Hox gene clusters. Development 134 : 2549-2560.

Duboule D. & Wilkins A., 1998. The evolution of 'bricolage'. Trends in genetics 14(2) : 54-59.

Dunham A. E., 1993. Population responses to environmental change. In Kareiva P. M., Kingsolver J.G., Huey R.B. (eds.), Biotic Interactions and Global Change. Pp 95-119. Sinauer Associates, Sunderland MA.

Dunstan A., Ward P. D., Marshall N. J., 2011 a. *Nautilus pompilius* life history and demographics at the Osprey Reef Seamount, Coral Sea, Australia. PloS ONE 6 (2) e16312.

Dunstan A., Bradshaw C. J., Marshall J., 2011b. *Nautilus* at risk – Estimating population size and demography of *Nautilus pompilius*. PloS ONE 6 (2) e16716.

Dynesius M. & Jansson R., 2014. Persistence of within-species lineages: A neglected control of speciation rates. Evolution 68 : 923-934.

Ebert D. & Bull J.J., 2003. Challenging the trade-off model for the evolution of virulence: Is virulence management feasible ? Trends in microbiology 11(1) : 15-20.

Ebert D. & Hamilton W. D., 1996. Sex against virulence: The coevolution of parasitic diseases. Trends in ecology and evolution 11 : 79-82.

Ehrlich E., Becks L., Gaedke U., 2017. Trait-fitness relationships determine how trade-off shapes affect species coexistence. Ecology 98(12) : 3188-3198.

Eldredge N., 1985. Unfinished Synthesis. Oxford University Press, New York.

Eldredge N., 2003. The sloshing bucket: How the physical realm controls evolution. In Crutchfield J.P. & Schuster P. (eds.), Evolutionary Dynamics-exploring the Interplay of Selection, Accident, Neutrality, and Function. Pp

3-32, Oxford University Press, Oxford.

Eldredge N., 2016. Introduction. In Eldredge N., Pievani T., Serrelli E., Tëmkin I. (eds.), Evolutionary Theory, a Hierarchical Perspective. Pp 1 - 16, The University of Chicago Press, Chicago.

Eldredge N. & Gould S. J., 1972. Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism. In Schopf T. J. (ed.), Models in paleobiology, 82-115. Freeman Cooper & Co, San Francisco.

Eldredge N. & Cracraft J., 1980. Phylogenetic Patterns and the Evolutionary Process. Columbia University Press, New York.

Eldredge N., Thompson J. N., Brakefield P. M., Gavrilets S., Jablonski D., Jackson J. B., Lenski R. E. et al., 2005. The dynamics of evolutionary stasis. Paleobiology 31 : 133-145.

Elena S.F., Cooper V.S., Lenski R. E., 1996. Punctuated evolution caused by selection of rare beneficial mutations. Science 272 : 1802-1804.

Elton C., 1946. Competition and the structure of ecological communities. Journal of animal ecology 15(1): 54-68.

Elton C. & Nicholson M., 1942. The ten-year cycle in numbers of the lynx in Canada. Journal of animal ecology 11 : 215-244.

ENCODE project consortium 2012. An integrated encyclopedia of DNA elements in the human genome. Nature 489 : 57-74.

Endler J. A., 1982a. Pleistocene forest refuges: Fact or fancy ? In Prance G.T. (ed.), Biological Diversification in the Tropics: Proceedings fifth international symposium of the association for tropical biology, Caracas, Venezuela, 1979. Pp 641-657, Columbia University Press, Nex York.

Endler J. A., 1982b. Problems in distinguishing historical from ecological factors in biogeography. American zoologist 22(2) : 441-452.

Endler J. A., 1986. Natural Selection in the Wild. Princeton University Press, Princeton.

Engel M.S., 2015. Insect evolution. Current biology 25 : R845-R875.

Engen S., Lande R., Sæther B., 2003. Demographic stochasticity and Allee effects in populations with two sexes. Ecology 84(9) : 2378-2386.

Eriksson A., Elias-Wolff F., Mehlig B., Manica A., 2014. The emergence of the rescue effect from explicit within- and between-patch dynamics in a metapopulation. Proceedings of the royal society B. Biological sciences 2014 281, 20133127.

Erwin D.H., 2001. Lessons from the past: Biotic recoveries from mass extinctions. PNAS, USA 98 : 5399-5403.

Erwin D.H., 2011. Evolutionary uniformitarianism. Developmental biology, 357(1) : 27-34.

Erwin D.H. & Anstey R. L., 1995. Speciation in the fossil record. In Erwin

D.H. & Anstey R.L (eds.), New Approaches to Speciation in the Fossil Record. Pp 11-38, Columbia University Press, New York.

Esteller M., 2008. Epigenetics in cancer. New England journal of medicine 358 : 1148-1159.

Estes R. & Hutchinson J., 1980. Eocene lower vertebrates from Ellesmere Island, Canadian Arctic Archipelago. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 30: 325-347.

Estes J. A. & Duggins D., 1995. Sea otters and kelp forest in Alaska : generality and variation in a community ecological paradigm. Ecological monographs 65 : 75-100.

Evans S. D., Hughes I. V., Gehling J., Droser M., 2020. Discovery of the oldest bilaterian from Ediacaran of South Australia. PNAS USA, 117(14) : 7845-7850.

Faria R. & Navarro A., 2010. Chromosomal speciation revisited: Rearranging theory with pieces of evidence. Trends in Ecology and Evolution 25 : 660-669.

Fauci A. S., 2001. Infectious diseases: Considerations for the 21st century. Clinical infectious diseases 32(5) : 675-685.

Fay J. C., 2011. Weighing the evidence for adaptation at the molecular level. Trends in genetics 27(9) : 343-349.

Fazlieva R, Spittle C.S., Morrissey D., Hayashi H., Yan H., Matsumoto Y., 2009. Proofreading exonuclease activity of human DNA polymerase delta and its effects on lesion-bypass DNA synthesis. Nucleic acids research 37(9) : 2854-2866.

Feder J. L., Berlocher S. H., Roethele J. B., Dambroski H., Smith J.J., Perry W.L., Gavrilovic V., Filchak K.E., Rull J., Aluja M., 2003. Allopatric genetic origins for sympatric host-plant shifts and race formation in *Rhagoletis*. PNAS USA 100 : 10314-10319.

Felsenstein J., 1974. The evolutionary advantage of recombination. Genetics 78 : 737-756.

Felsenstein J., 1978. Macroevolution in a model ecosystem. American naturalist 112 : 177-195.

Felsenstein J., 1981. Skepticism towards Santa Rosalia, or why are there so few kinds of animals ? Evolution 35(1) : 124-138.

Ferris P., Olson B., De Hoff P., Douglass S., Diaz-Cano C., Prochnik S., Geng S., Rai R. et al., 2010. Evolution of an expanded sex determining locus in *Volvox*. Science, April 16, 328(5976) : 351-354. National Institute of Health Public Access.

Filchak K.E., Roethele J. B., Feder J. L., 2000. Natural selection and sympatric divergence in the apple maggot *Rhagoletis pomonella*. Nature,

407 : 739-742.

Finlay B.J. & Fenchel T., 2004. Cosmopolitan metapopulations of free-living microbial eukaryotes. Protist 155 : 237-244.

Finnegan S., Payne J. L., Wang S.C., 2008. The Red Queen revisited: Reevaluating the age selectivity of Phanerozoic marine genus extinctions. Paleobiology, 34(3) : 318-341.

Finnegan S., 2013. Quantifying seafood through time: Counting calories in the fossil record. In Bush A., Pruss S., Payne J. (eds.), Ecosystem Paleobiology and Geobiology. Pp 21-49, The Paleontological Society Papers, 19, The Paleontological Society.

Fisher R., 1930. The Genetical Theory of Natural Selection. Clarendon Press, Oxford.

Fitzpatrick B. M. & Turelli M., 2006. The geography of mammalian speciation: Mixed signals from phylogenies and range maps. Evolution 60 : 601-615.

Flot J-F, Hespeels B., Li X., Noel B., Arkhipova I., Danchin E. et al., 2013. Genomic evidence for ameiotic evolution in the bdelloid rotifer *Adineta vaga*. Nature 500 : 453-457.

Folie A., Smith R. & Smith T. 2013. New amphisbaenian lizards from the Early Paleogene of Europe and their implications for the early evolution of modern amphisbaenians. Geologica Belgica 16 (4): 227-235.

Foote M., 2000. Origination and extinction components of taxonomic diversity: General problems. In Erwin D.H. & Wing S.L. (eds.), Deep Time: Paleobiology's perspective. Allen Press, Lawrence, Kansas.

Foote M., 2001. Evolutionary rates and the age distributions of living and extinct taxa. In J. B. Jackson, S. Lidgard & McKinney F.K. (eds.), Evolutionary patterns : Growth Form and Tempo in the Fossil Record.
Pp. 245-294, University of Chicago Press, Chicago.

Ford E. B., 1975. Ecological Genetics. Chapman and Hall, London.

Frank S. A., 2012. Wright's adaptive landscape versus Fisher's fundamental theorem. In Svensson E.I. & Calsbeek R. (eds.),The Adaptive Landscape in Evolutionary Biology. Pp. 41-57, Oxford University Press, Oxford.

Fraser C., Hanage W.P., Spratt B.G., 2007. Recombination and the nature of bacterial speciation. Science 315 : 476-480.

Frias-Lasserre D. & Villagra C., 2017. The importance of ncRNAs as epigenetic mechanisms in phenotypic variation and organic evolution. Frontiers in microbiology 8 : 2483.

Friedich B., 1989. Genetics of energy converting systems in aerobic chemolithotrophs. In Schlegel H., Bowien E. (eds.), Autotrophic Bacteria. Pp

415-436, Springer Verlag, Berlin.

Fry I., 2000. The Emergence of Life on Earth: A Historical and Scientific Overview. Rutgers University Press, New Brunswick.

Fukami H., Budd A. F., Levitan D. R., Jara J., Kersanach R., Knowlton N., 2004. Geographic differences in species boundaries among members of the *Montastraea annularis* complex based on molecular and morphological markers. Evolution 58 : 324-337.

Funk D. J., 1998. Isolating a role for natural selection in speciation: Host adaptation and sexual isolation in *Neochlamisus bebbianae* leaf beetles. Evolution 52 : 1744-1759.

Funk D. J., Filchak K. E., Feder J. L., 2002. Herbivorous insects: Model systems for the comparative study of speciation ecology. Genetica 116 : 251-267.

Funk D. J., Nosil P., Etges W. J., 2006. Ecological divergence exhibits consistently positive associations with reproductive isolation across disparate taxa. PNAS USA 103 : 3209-3213.

Fussmann G. F., Loreau M., Abrams P. A., 2007. Eco-evolutionary dynamics of communities and ecosystems. Functional Ecology 21 : 465-477.

Futuyma D. J., 1983. Science on Trial : The Case for Evolution. Pantheon, New York.

Futuyma D. J., 1987. On the role of species in anagenesis. American Naturalist 130 : 465-473.

Futuyma D. J., 2010. Evolutionary constraint and ecological consequences. Evolution 64 : 1865-1884.

Futuyma D. J., 2015. Can modern evolutionary theory explain macroevolution? In Serrelli E. & Gontier N. (eds.), Macroevolution, Explanation, Interpretation and Evidence. Pp. 29-85, Interdisciplinary Evolution Research 2, Springer, Berlin.

Gabriel W., Lynch M., Bürger R., 1993. Muller's ratchet and mutational meltdowns. Evolution 47(6) : 1744-1757.

Galis F., Arntzen J. W., Lande R., 2010. Dollo's law and the irreversibility of digit loss in *Bachia*. Evolution 64 : 2466-2476.

Ganji M., Shaltiel I., Bisht S., Kim E., Kalichava A., Haering C., Dekker C., 2018. Real-time imaging of DNA loop extrusion by condensin. Science 360 : 102-105.

Gans C., 1979. Momentarily excessive construction as the basis for protoadaptation. Evolution 33 : 227-233.

Gao K. & Hou L., 1995. Iguanians from the Upper Cretaceous Djadochta Formation, Gobi desert, China. Journal of vertebrate paleontology 15 (1) : 57-78.

Garcia-Bellido A., 1998. The engrailed story. Genetics 148 : 539-544.

Garland T., 2014. Trade-offs. Current biology 24(2) : R60-R61.

Garland T., Downs C., Ives A., 2021. Trade-offs (and constraints) in organismal biology. Physiological and biochemical zoology 95(1) : 82-112.

Gaston K. J., 2003. The Structure and Dynamics of Geographic ranges. Oxford Series in Ecology and Evolution, Oxford University Press, Oxford.

Gaston K. J. & Blackburn T. M., 2000. Pattern and Process in Macroecology. Blackwell Science, London.

Gaudry A., 1902. Recherches paléontologiques de M. André Tournouër en Patagonie. Bulletin de la Société d'Histoire naturelle d'Autun 15 : 117-123.

Gause G. F., 1934. The Struggle for Existence. Williams & Wilkins, Baltimore.

Gavrilets S., 2003. Models of speciation: What have we learned in 40 years ? Evolution 57(10) : 2197-2213.

Gavrilets S., 2004. Fitness Landscapes and the Origin of Species. Princeton University Press, New Jersey.

Gavrilets S., 2005. Adaptive speciation – It is not that easy: A reply to Doebeli et al. Evolution 59(3) : 696-699.

Gayon J., 1998. Darwinism's struggle for survival: Heredity and the Hypothesis of Natural Selection. Cambridge University Press, Cambridge.

Gehring W. J., 1998. Master Control Genes in Development and Evolution: The Homeobox Story. Yale University Press, New Haven, CT.

Geoffroy St Hilaire E., 1830. Principes de Philosophie Zoologique : discutés en mars 1830, au sein de l'académie royale des sciences, Paris.

Georgalis G. L., 2017. *Necrosaurus* or *Palaeovaranus* ? Appropriate nomenclature and taxonomic content of an enigmatic fossil lizard clade (Squamata). Annales de Paléontologie 103 : 293-303.

Gerhart J. & Kirschner M., 2007. The theory of facilitated variation. PNAS USA 104 suppl. 1 : 8582-8589.

Germain R. M., Weir J. T., Gilbert B., 2016. Species coexistence: Macroevolutionary relationships and the contingency of historical interactions. Proceedings of the royal society B 283 : 20160047. http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2016.0047.

Getz W. M., 2001. Competition, extinction, and the sexuality of species. Annales zoologici fennici 38 : 315-330.

Ghiselin M.T., 1974. The Economy of Nature and the Evolution of Sex. University of California Press, Berkeley.

Ghiselin M.T., 1997. Metaphysics and the Origin of Species. State University of New York Press, New York.

Gibbs H.S., 1968. Volcanic-Ash soils in New Zealand. New Zealand

department of scientific and industrial research, information series 65, 28p.

Gibson D.G., Glass J. I., Lartigue C., Noskov V.N., Chuang R.Y., Algire M. A., Benders G. A. et al., 2010. Creation of a bacterial cell controlled by a chemically synthesized genome. Science 329 : 52-56.

Gilbert W., 1986. The RNA world. Nature 319 : 618.

Gilinsky N.L., 1988. Survivorship in the Bivalvia: Comparing living and extinct genera and families. Paleobiology, 14 : 370-386.

Gilinsky N.L., 2001. Evolutionary turnover and volatility in higher taxa. In McKinney M. L. & Drake J. A. (eds.), Biodiversity Dynamics: Turnover of Populations, Taxa and Communities. Pp 162-184, Columbia University, New York.

Gingerich P.D., 1976. Paleontology and phylogeny patterns of evolution at the species level in Early Tertiary mammals. American journal of science 276 : 1-28.

Gingerich P.D., 1987. Evolution and the fossil record: Patterns, rates, and processes Canadian journal of zoology 65 : 1053-1060.

Gingerich P.D., 2003. Mammalian responses to climate change at the Paleocene-Eocene boundary: Polecat Bench record in the northern Bighorn Basin, Wyoming. In Wing S.L., Gingerich P.D., Schmitz B, Thomas E. (eds.), Causes and Consequences of Globally Warm Climates in the Early Paleogene. Pp 463-478, The Geological Society of America, Special Paper 369, Washington.

Gingerich P.D., 2006. Environment and evolution through the Paleocene-Eocene thermal maximum. Trends in ecology and evolution 21 : 246-253.

Gittenberger E., 1991. What about non-adaptive radiation ? Biological journal of the Linnean society 43(4) : 263-272.

Glaessner M. F., 1984. Dawn of animal life: A biohistorical study. Cambridge University Press, Cambridge.

Gleason H. A., 1926. The individualistic concept of the plant association. Bulletin of the Torrey botanical club. 53 : 7-26.

Glémin S., Arndt P., Messer P.W., Petrov D., Galtier N., Duret L., 2015. Quantification of GC-biased gene conversion in the human genome. Genome research 25(8) : 1215-1228.

Glesener R.R. & Tilman D., 1978. Sexuality and components of environmental uncertainty: clues from geographic parthenogenesis in terrestrial animals. American naturalist 112 : 659-673.

Glynn P.W. (ed.), 1990. Global Ecological Consequences of the 1982-83 El-Niño-Southern Oscillation. Elsevier Amsterdam.

Gobulic S., 2000. Microbial landscapes: Abu Dhabi and Shark Bay. In Margulis L., Matthews C., Haselton A. (eds.). Environmental Evolution. Pp

117-139, the MIT Press, Cambridge MA.

Godinot M. & de Lapparent de Broin F., 2003. Arguments for a mammalian and reptilian dispersal from Asia to Europe during the Paleocene-Eocene boundary interval. In Reumer J. W. F. & Wessels W. (eds.), Distribution and Migration of Tertiary Mammals in Eurasia. Pp 255-275, A volume in honour of Hans de Bruijn. DEINSEA, Utrecht.

Godwin H., 1975. History of the British Flora (2d ed.). Cambridge University Press, Cambridge.

Goin C. J., Goin O. B. & Zug G. R., 1978. Introduction to Herpetology, 3 rd edn., W. H. Freeman, San Francisco.

Goldschmidt R., 1940. The Material Basis of Evolution. Yale University Press, New Haven, CT.

Gomes da Rocha D. & Kaefer I.L., 2019. What has become of the refugia hypothesis to explain biological diversity in Amazonia ? Ecology and Evolution 9 : 4302-4309.

Gonzalez A. & Holt R. D., 2002. The inflationary effects of environmental fluctuations in source-sink systems. PNAS USA 99 (23): 14872-14877.

Gontier N. 2015. Uniting micro- with macroevolution into an extended synthesis : reintegrating life's natural history into evolution studies. In Serelli E. & Gontier N. (eds.), Macroevolution. Interdisciplinary Evolution Research 2. Pp 227-275, Springer, Heidelberg.

Goodman M., Czelusniak J., Koop B., Tagle D., Slightom J., 1987. Globins: A case study in molecular phylogeny. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology 52 : 875-890.

Gorelick R. & Heng H. H., 2010. Sex reduces genetic variation: A multidisciplinary review. Evolution 65(4) : 1088-1098.

Gorini L., 1996. Antibiotics and the genetic code. Scientific american 214 : 102-109.

Gorkovskiy A. & Verstrepen K.J., 2021. The role of structural variation in adaptation and evolution of yeast and other fungi. Genes 12, 699. https://doi.org/10.3390

Gould S. J., 1980. Is a new and general theory of evolution emerging ? Paleobiology 6(1) : 119-130.

Gould S. J., 1982. Punctuated equilibrium – a different way of seeing. New scientist 94 : 137-139.

Gould S. J., 1988a. On replacing the idea of progress with an operational notion of directionality. In Nitecki M. (ed.), Evolutionary Progress. Pp. 319-338, University of Chicago Press, Chicago.

Gould S. J., 1988b. Trends as changes in variance : A new slant on progress and directionality in evolution. Journal of paleontology 62(3) :

319-329.

Gould S. J., 1989. Wonderful life: The Burgess Shale and the nature of history. New York, W. Norton.

Gould S. J., 1996. Full House: The spread of excellence from Plato to Darwin. Harmony Books, New York.

Gould S. J., 2002. The Structure of Evolutionary Theory. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, MA.

Gould S. J. & Eldredge N., 1977. Punctuated equilibria: The tempo and mode of evolution reconsidered. Paleobiology 3(2) : 115-151.

Gould S. J. & Lewontin R., 1978. The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm: A critique of the adaptationist programme. Proceedings of the royal society of London, B 205 : 581-598.

Gould S. J. & Calloway C.B., 1980. Clams and brachiopods – ships that pass in the night. Paleobiology 6 : 383-396.

Gould S. & Vrba E., 1982. Exaptation – a missing term in the science of form. Paleobiology 8 : 4-15.

Gould S. J. & Eldredge N., 1993. Punctuated equilibrium comes to age. Nature 366 : 223-227.

Gow J. L., Peichel C.L., Taylor E. B., 2007. Ecological selection against hybrids in natural populations of sympatric threespine stickelbacks. Journal of evolutionary biology 20 : 2173-2180.

Grafen A., 2002. A first formal link between the Price equation and an optimization program. Journal of theoretical biology 217 : 75-91.

Grafen A., 2008. The simplest formal argument for fitness optimization. Journal genetic, 87 : 421-433.

Grant V., 1981. Plant Speciation. Columbia University Press, New York.

Grant B. R. & Grant P. R., 1996. High survival of Darwin's finch hybrids – effects of beak morphology and diets. Ecology 77 : 500-509.

Grant P. R., 1999. Ecology and Evolution of Darwin's Finches, 2nd ed. Princeton University Press, Princeton.

Grant P. R. & Grant B. R., 2006. Evolution of character displacement in Darwin's finches. Science 313 : 224-226.

Grant P. R. & Grant B. R., 2008. How and Why Species Multiply. Princeton University Press, New Jersey.

Grantham T., 1995. Hierarchical approaches to macroevolution: Recent work on species selection and the « effect hypothesis ». Annual review ecology systematic, 26 : 301-321.

Grantham T., 2007. Is macroevolution more than successive rounds of microevolution ? Palaeontology, 50 (1) : 75-85.

Grassé P. P., 1973. L'évolution du Vivant, Matériaux pour une Nouvelle

Théorie Transformiste. Albin Michel, Paris.

Griffith F., 1928. The significance of pneumococcal types. Journal of hygiene 27(2) : 113-159.

Grinnell J., 1919. The english house sparrow has arrived in Death Valley: An experiment in nature. American naturalist 53 : 468-472.

Guerrier-Takada C., Gardiner K., Marsh T., Pace N., Altman S., 1983. The RNA moiety of ribonuclease P is the catalytic subunit of the enzyme. Cell 35 : 849-857.

Guex J., 2000. *Paronychoceras* gen. n., un nouveau genre d'ammonites (Cephalopoda) du Lias Supérieur. Bulletin Société Vaudoise des Sciences Naturelles 87 : 115-124.

Guex J, 2001. Environmental stress and atavism in ammonoid evolution. Eclogae geologicae helvetiae 94 : 321-328.

Haas O., 1942. Recurrence of morphologic types and evolutionary cycles in Mesozoic ammonites. Journal of paleontology 16 : 643-650.

Hackenberger B., Jaric D., Krcmar S., 2009. Distribution of Tabanids (Diptera : Tabanidae) along a two-sided altitudinal transect. Environmental entomology 38(6) : 1600-1607.

Haffer J., 1969. Speciation in Amazonian forest birds. Science 165 (3889) : 131-137.

Haffer J., 2008. Hypotheses to explain the origin of species in Amazonia. Brazilian journal of biology 68 (4 suppl) : 917-947.

Hahn M.W., 2008. Toward a selection theory of molecular evolution. Evolution 62 : 255-265.

Haig D., 2007. Weismann rules ! OK ? Epigenetics and the Lamarckian temptation. Biology & philosophy 22 : 415-428.

Hairston N.G., Smith F.E., Slobodkin L.B., 1960. Community structure, population control and competition. American Naturalist 94 : 421-425.

Haldane J. B., 1949. Disease and evolution. La Ricerca Scientifica Suppl. A. 19 : 68-76.

Haldane J. B., 1957. The cost of natural selection. Journal of genetics 55(3) : 511.

Haldane J. B., 1959. Naturel sélection. In Bell P. R. (ed.), Darwin's Biological Work: Some Aspects Reconsidered. Pp 101-147, Cambridge University Press, Cambridge.

Hall J. P. & Harvey D. J., 2002. The phylogeography of Amazonia revisited: New evidence from riodinid butterflies. Evolution 56 : 1489-1497.

Hallam A., 1981. Relative importance of plate movements, eustasy and climate in controlling major biogeographical changes since the Early Mesozoic. In Nelson G., Rosen D., Rolla T. (eds.), Vicariance

Biogeography – A critique. Pp 303-330, Columbia University Press, New York.

Hallam, A., 2009. The problem of punctuational speciation and trends in the fossil record In Sepkoski D. & Ruse M. (eds.), The Paleobiological Revolution. Pp 423-432, University of Chicago Press, Chicago.

Haller B.C. & Hendry A. P., 2004. Solving the paradox of stasis: Squashed stabilizing selection and the limits of detection. Evolution 68 : 483-500.

Hamilton W. D., 1963. The evolution of altruistic behaviour. American naturalist 97 : 354-356.

Hamilton W. D., 1964. The genetical evolution of social behaviour. Journal of theoretical biology. 7: 1-52.

Hamilton M. J., Davidson A. D., Sibly R. M., Brown J. H., 2011. Universal scaling of production rates across mammalian lineages. Proceedings of the royal society B 278 : 560-566.

Hanski I., 1990. Density dependence, regulation and variability in animal population. Philosophical Transactions: Biological sciences 330(1257) : 141-150.

Hanski I., 1991. Single-species metapopulation dynamics: Concepts , models and observations. Biological journal of the linnean society 42(1-2) : 17-38.

Hanski I., 1999. Metapopulation Ecology. Oxford University Press, Oxford.

Hanski I. & Gilpin M., 1991. Metapopulation dynamics: Brief history and conceptual domain. Biological journal of the Linnean society 42 : 3-36.

Hanski I. & Gilpin M. E. (eds.), 1997. Metapopulation biology: Ecology, genetics, and evolution. Academic Press, San Diego.

Harari Y.N., 2015. Sapiens. Une brève histoire de l'humanité. Albin Michel, Paris.

Hardin G., 1968. The tragedy of the commons. Science 162 : 1243-1248.

Hardison R., 1998. Hemoglobins from bacteria to man: Evolution of different patterns of gene expression. The journal of experimental Biology 201 : 1099-1117.

Harley C. D., 2003. Species importance and context: Spatial and temporal variation in species interactions. In Kareiva P. & Levin S. A. (eds.), The importance of Species : Perspectives on Expendability and Triage. Pp 44-68, Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

Harrison S., 1993. Species diversity, spatial scale, and global chance. In Kareiva P. M., Kingsolver J.G., Huey R.B. (eds.), Biotic Interactions and Global Change. Pp 388 - 401. Sinauer Associates, Sunderland MA.

Harte J., 2011. Maximum Entropy and Ecology. Oxford series in ecology

and evolution. Oxford University Press, Oxford.

Harvey P. H. & Zammuto R. M., 1985. Patterns of mortality and age at first reproduction in natural populations of mammals. Nature 315 : 319-320.

Harvey P. H., Read A. F. & Promislow D. E., 1989. Life history variation in placental mammals: Unifying the data with theory. In Harvey P. H. & Partridge L. (eds.). Oxford Surveys in Evolutionary Biology, vol. 6. Pp. 13-32, Oxford University Press, Oxford.

Hastings A., 1980. Disturbance, coexistence, history, and competition for space. Theoretical population biology 18 : 363-373.

Hausdorf B., 2001. Macroevolution in progress: Competition between semislugs and slugs resulting in ecological displacement and ecological release. Biological journal of the Linnean Society, 74 : 387-395.

Hazen R. M., Papineau D., Wouter B., Downs R., Ferry J. M., McCoy T. J., Sverjensky D. A., Yang H., 2008. Mineral evolution. American mineralogist 93 : 1693-1720.

He T., Zhu M., Mills B.J., Wynn P. M., Zhuravlev A., Tostevin R., Pogge von Strandmann P., Yang A., Poulton S.W., Shields G., 2019. Possible links between extreme oxygen perturbations and the Cambrian radiation of animals. Nature geoscience 12(6) : 468-474.

Heim N.A., Knope M., Schaal E.K., Wang S.C., Payne J. L., 2015. Cope's rule in the evolution of marine animals. Science 347(6224) : 867-870.

Hejase H., Salman-Minkov A., Campagna L., Hubisz M., Lovette I., Gronau I., Siepel A., 2020. Genomic islands of differentiation in a rapid avian radiation have been driven by recent selective sweeps. PNAS USA 117(48) : 30554-30565.

Hendry A. P., 2017. Eco-Evolutionary Dynamics. Princeton University Press, Princeton.

Hendry A. P., Nosil P., Rieseberg L.H., 2007. The speed of ecological speciation. Functional ecology 21 : 455-464.

Heng H. H., 2007. Elimination of altered karyotypes by sexual reproduction preserves species identity. Genome 50 : 517-524.

Heng H. H., 2009. The genome-centric concept: Resynthesis of evolutionary theory. BioEssays 31 : 512-525.

Heng H. H., 2019. Genome Chaos: Rethinking Genetics, Evolution, and Molecular Medicine.

Academic Press, Cambridge Ma.

Hengeveld R., 1989. Dynamics of Biological Invasions. Chapman and Hall, London.

Hengeveld R., Kooijman S. A., Taillie C., 1979. A spatial model explaining species abundance curves. In Ord J. K., Patil G.P., Taillie C. (eds),

Statistical Distributions in Ecological Work. Pp. 333-347, International Co-operative Publishing House, Fairland, Maryland.

Hereford J., 2009. A quantitative survey of local adaptation and fitness trade-offs. American naturalist 173(5) : 579-588.

Herrel A., Podos J., Vanhooydonck B., Hendry A. P., 2009. Force-velocity trade-off in Darwin's finch jaw function: A biomechanical basis for ecological speciation ? Functional Ecology 23 : 119-125.

Herron M.D., Zamani-Dahaj S. A., Ratcliff W., 2018. Trait heritability in major transitions. BMC biology 16(145) : 1-12.

Higgie M., Chenoweth S., Blows M.W., 2000. Natural selection and the reinforcement of mate recognition. Science 290 : 519-521.

Hill S. A., Scheckler S. E., Basinger J., 1997. *Ellesmeris sphenopteroides*, gen. et sp. nov., a new zygopterid fern from the Upper Devonian (Frasnian) of Ellesmere, N.W.T., Arctic Canada. American journal of botany 84(1) : 85-103.

Hillebrand H., 2004. On the generality of the latitudinal diversity gradient. American naturalist 163 : 192-211.

Hills S.F., Crampton J. S., Trewick S. A., Morgan-Richards M., 2012. DNA and morphology unite two species and 10 million year old fossils. PloS One 7(12) : e52083.

Ho M.W. & Saunders P.T. (eds.), 1984. Beyond Neo-Darwinism, an Introduction to the New Evolutionary Paradigm. Academic Press, Cambridge MA.

Hobbes T. 1651. Leviathan or the Matter, Forme and Power of a Common-Wealth Ecclesiastica and Civil. Andrew Crooke, London. Édition française Gallimard, 2000, Paris.

Hoegg S., Brinkmann H., Taylor J. S., Meyer A., 2004. Phylogenetic timing of the fish-specific genome duplication correlates with the diversification of teleost fish. Journal of molecular evolution 59 : 190-203.

Hoffmann A., 2017. Evolutionary limits and constraints. In Losos J. B. (ed.) Evolution. Pp 249-254, Princeton University Press, Princeton.

Hoffmann A. A. & Parsons P. A., 1991. Evolutionary Genetics and Environmental Stress. Oxford University Press, Oxford.

Hoffmann A. A. & Blows M.W., 1993. Will animals adapt to global warming ? In Kareiva P. M., Kingsolver J.G., Huey R.B. (eds.), Biotic Interactions and Global Change. Pp 165-178, Sinauer Associates, Sunderland MA.

Hoffstetter R., 1957. Un Saurien helodermatidé (*Eurheloderma gallicum* nov. gen. et sp.) dans la faune fossile des Phosphorites du Quercy. Bulletin de la Société géologique de France 7 : 775-786.

Holland P., 2015. Did homeobox gene duplications contribute to the Cambrian explosion ? Zoological letters 1(1) : 1.

Holliday R.A., 1989. Different kind of Inheritance. Scientific american 260 : 60-73.

Holmes D. J. & Austad S.N., 1995. Birds as animal-models for the comparative biology of aging – a prospectus. Journal of gerontology A 50 : 59-66.

Holmes D. J., Flückiger R., Austad S.N., 2001. Comparative biology of aging in birds: An update. Experimental gerontology 36 : 869-883.

Holt R. D., 1993. Ecology at the mesoscale: The influence of regional processes on local communities. In Ricklefs R. E. & Schluter D. (eds.), Species Diversity in Ecological Communities. Pp 77-88. University of Chicago Press, Chicago.

Holyoak M., Leibold M. A., Holt R. D. (eds.), 2005. Metacommunities Spatial Dynamics and Ecological Communities. University of Chicago press, Chicago.

Hooker J.J., 1998. Mammalian faunal change across the Paleocene-Eocene transition in Europe. In Aubry M. P. et al. (eds.), Late Paleocene-early Eocene climatic and biotic events in the marine and terrestrial records. Pp. 428-450, Columbia University Press, New York.

Horlow C. & Doutriaux M-P, 2003. Les mécanismes moléculaires de la méiose chez les plantes. Médecine Science (Paris) 19 (6-7) : 717-723.

Hotton N., 1955. A survey of adaptive relationships of dentition to diet in the North American Iguanidae. American Midland Naturalist 53: 88-114.

Houry-Zeevi L. & Rechavi O., 2017. A matter of time: Small RNAs regulate the duration of epigenetic inheritance. Trends in genetics 33 : 46-56.

Houston D. B., 1982. The Northern Yellowstone Elk : Ecology and Management. Macmillan, New York.

Hoving H-J. T., Laptikhovsky V.V., Robinson B. H., 2015. Vampire squid reproductive strategy is unique among coleoid cephalopods. Current Biology 25 : R 322-R 323.

Howard-Flanders P., 1981. Inducible repair of DNA. Scientific American 245 : 72-80.

Hubbell S. P., 2001. The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography. Princeton University Press, Princeton.

Huber S.K., De León L. F., Hendry A. P., Bermingham E., Podos J., 2007. Reproductive isolation of sympatric morphs in a population of Darwin's finches. Proceedings of the royal society B. Biological sciences 274 : 1709-1714.

Huettenbrenner S., Maier S., Leisser C., Polgar D., Strasser S., Grusch M.,

Krupitza G., 2003. The evolution of cell death programs as prerequisites of multicellularity. Mutation research 543 : 235-249.

Hughes C. & Eastwood R., 2006. Island radiation on a continental scale : Exceptional rates of plant diversification after uplift of the Andes. PNAS USA 103(27) : 10334-10339.

Huisman O., D'Ari R., Gottesman S., 1984. Cell-division control in *Escherichia coli* : Specific induction of the SOS function SfiA protein is sufficient to block septation. PNAS USA 81 : 4490-4494.

Humboldt A. V. & Bonpland A., 1807. Essai sur la géographie des plantes accompagné d'un tableau physique des régions équinoxiales. Fr. Schoell, Paris.

Hunt G., Roy K., Jablonski D., 2005. Species-level heritability reaffirmed: A comment on the heritability of geographic ranges sizes. American naturalist 166(1) : 129-135.

Huntley J. W. & Kowalewski M., 2007. Strong coupling of predation intensity and diversity in the Phanerozoic fossil record. PNAS USA, 104 : 15006-15010

Hurley I. A., Mueller R. L., Dunn K, Schmidt E. J., Friedman M., Ho R. K. et al. 2007. A new time-scale for ray-finned fish evolution. Proceedings of the royal society B 274 : 489-498.

Hurst L.D. & Peck J. R., 1996. Recent advances in understanding of the evolution and maintenance of sex. Trends in ecology and evolution 11 : 46-52.

Huss J., 2009. The shape of evolution: The MBL model and clade shape. In Sepkoski D., Ruse M. (eds.), The Paleobiological Revolution. Pp 326-345, University Chicago Press, Chicago.

Huston M. A., 1994. Biological Diversity. The coexistence of species on changing landscapes. Cambridge University Press, Cambridge.

Hutchins L. W., 1947. The bases for temperature zonation in geographical distribution. Ecological monographs, 17 : 325-335.

Hutchinson G. E., 1959. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? American naturalist 93 : 145-159.

Hutchinson G. E., 1961. The paradox of the plankton. American naturalist 95 : 137-145.

Huxley J., 1940. The New Systematics. Clarendon Press, Oxford.

Huxley J., 1942. Evolution. The modern Synthesis. George Allen & Unwin Ltd, London.

Ibarra B., Chemla Y.R., Plyasunov S., Smith S. B., Làzaro J. M., Salas M., Bustamante C., 2009. Proofreading dynamics of a processive DNA polymerase. The Embo Journal 28 : 2794-2802.

Jablonka E. & Lamb M. J., 1999. Epigenetic Inheritance and Evolution. The Lamarckian Dimension. Oxford University Press, Oxford.

Jablonka E. & Lamb M. J., 2005. Evolution in Four Dimensions. MIT Press, Cambridge MA.

Jablonski D., 2007. Scale and hierarchy in macroevolution. Palaeontology, 50 (1) : 87-109.

Jablonski D., 2008. Extinction and the spatial dynamics of biodiversity. PNAS USA 105 (suppl 1) : 11528-11535.

Jablonski D., 2009. Paleontology in the Twenty-first Century. In Sepkoski D. & Ruse M. (eds.), The Paleobiological Revolution. Pp 471-517, University of Chicago Press, Chicago.

Jablonski D. & Roy K., 2003. Geographical range and speciation in fossil and living molluscs. Proceedings of the royal society London B 270 : 401-406.

Jackman T., Losos J. B., Larson A., de Queiroz K., 1997. Phylogenetic studies of convergent adaptive radiations in Caribbean *Anolis* lizards. In Givnish T. J. & Sytsma K. (eds.), Molecular Evolution and Adaptive Radiation. Pp 535-557, Cambridge University Press, Cambridge.

Jackson G. D. & O'Dor R. K., 2001. Time, space and the ecophysiology of squid growth, life in the fast line. Vie milieu 51 : 205-215.

Jacob F., 1977. Evolution and tinkering. Science 196 : 1161-1166.

Jacob F. & Monod J., 1961. Genetic regulatory mechanisms in the synthesis of proteins. Journal of molecular biology 3(3) : 318-356.

Jaeckle W.B., 2001. Variation in egg size, energy content, and biochemical composition of invertebrate eggs: Correlates to the mode of larval development. In McEdward L. (ed.), Ecology of Marine Invertebrate Larvae. Pp 49-77, CRC Press, London.

Jaenike J., 1978. A hypothesis to account for the maintenance of sex within populations. Evolutionary theory 3: 191-194.

Jamshidi M., 2003. Tools for intelligent control: Fuzzy controllers, neutral networks and genetic algorithms. Philosophical transactions of the royal society A, mathematical, physical & engineering sciences 361 : 1781-1808.

Janis C. M., 1989. Why Kangaroos (Marsupialia: Macropodidae) are not as hypsodont as ungulates (Eutheria). Australian mammalogy 13 : 49-53.

Janko K., Drozd P., Flegr J., Pannell J. R., 2008. Clonal turnover versus clonal decay : A null model for observed patterns of asexual longevity, diversity and distribution. Evolution 62 : 1264-1270.

Janvier P., 2017. Les fluctuations de la biodiversité dans le « temps long » : méthodes d'estimation et impact des climats. In Lavorel S., Lebreton J-D., Le Maho Y. coordinateurs, Les mécanismes d'adaptation de la

biodiversité aux changements climatiques et leurs limites. Fiche 2.4 : 73-78. Institut de France, Académie des Sciences, Paris.

Jarpe M. B., Widmann C., Knall C., Schlesinger T. K., Gibson S., Yujiri T., Fanger G.R., Gelfand E.W., Johnson G., 1998. Anti-apoptotic versus pro-apoptotic signal transduction : Checkpoints and stop signs along the road to death. Oncogene 17 : 1475-1482.

Jax K., 2010. Ecosystem Functioning. Cambridge University Press, Cambridge.

Jehn B. M. & Osborne B. A., 1997. Gene regulation associated with apoptosis. Critical reviews in eukaryotic gene expression 7(1-2) : 179-193.

Jensen J. D., Payseur B., Stephan W., Aquadro C., Lynch M., Charlesworth D., Charlesworth B., 2018. The importance of the neutral theory in 1968 and 50 years on: A response to Kern and Hahn 2018. Evolution 73(1) : 111-114.

Jeschke J. M. & Kokko H., 2009. The roles of body size and phylogeny in fast and slow life histories. Evolutionary Ecology 23 : 867-878.

Jiggins C. D., 2008. Ecological speciation in mimetic butterflies. Bioscience 58 : 541-548.

Jiricny J., 2006. The multifaceted mismatch-repair system. Nature reviews molecular cell biology 7 : 335-346.

Johnson A. L., 1993. Punctuated equilibria vs. phyletic gradualism in European Jurassic *Gryphaea* evolution. Proceedings of the Geologists' Association 104 : 209-222.

Johnson N. L., 2006. Importance of diversity. Reconciling natural selection and noncompetitive processes. Annals of the New York academy of sciences 901(1) : 54-66.

Johnson T. & Barton N., 2005. Theoretical models of selection and mutation on quantitative traits. Philosophical transaction royal society London B. 360 : 1411-1425.

Jones D. S. & Nicol D., 1986. Origination, survivorship, and extinction of rudist taxa. Journal of Paleontology, 60 : 107-115.

Jordan D.S., 1905. The origin of species through isolation. Science 22 : 545-562.

Jörg T., Martin O., Wagner A., 2008. Neutral network sizes of biological RNA molecules can be computed and are not atypically small. BMC Bioinformatics 9 : 464.

Judson O.P. & Normark B.B., 1996. Ancient asexual scandals. Trends in ecology and evolution 11 : 41-46.

Kamenev G., 2020. Three new deep-sea species of Thyasiridae (Mollusca: Bivalvia) from the abyssal plain of the northwestern Pacific Ocean and hadal

depths of the Kuril-Kamchatka trench. Aquatic biology Peer J 8 e10405

Kammerer 1924. The inheritance of acquired characteristics. Boni and Liveright, New York.

Karasov T., Messer P.W., Petrov D. A., 2010. Evidence that adaptation in *Drosophila* is not limited by mutation at single sites. PlOS genetics 6 : e1000924

Kauffman S. A., 1993. The Origins of Order: Self-Organization and Selection in Evolution. Oxford University Press, Oxford.

Kauffman E.G. & Harries P. J., 1996. The importance of crisis progenitors in recovery from mass extinction. In Hart M. B. (ed.), Biotic Recovery from Mass Extinction Events. Pp 15-39, Geological society special publication 102, London.

Kawecki T. J. & Ebert D., 2004. Conceptual issues in local adaptation. Ecology Letters 7(12) : 1225-1241.

Kay J. J., 1984. Self-Organization in Living Systems. Ph. D thesis: Systems design engineering. University of Waterloo, Ontario.

Kay C. E., 1995. Aboriginal overkill and native burning: Implications for modern ecosystem management. In Linn R. , Hancock M. (eds.), Sustainable Society and Protected Areas: Contributed Papers of the 8th Conference on Research and Resource Management in Parks and on Public Lands. Pp. 107-118, The George Wright Society, Portland, Oregon.

Keast A., 1961. Bird speciation on the Australian continent. Bulletin of the museum of comparative zoology, Harvard, 123 : 403-495.

Keller H.F. & Lloyd E. (eds.), 1992. Keywords in Evolutionary Biology, Harvard University Press, Cambridge, MA.

Kennedy W. J., 1977. Ammonite evolution. In Hallam A. (ed.), Patterns of Evolution Vol. 5. Pp 251-304, Elsevier, Amsterdam.

Kennedy W. J. & Wright C. W., 1985. Evolutionary patterns in Late Cretaceous ammonites. Special papers in palaeontology 33 : 131-143.

Kennedy W. J. & Wright C. W., 1994. The affinities of *Nigericeras schneegans*, 1943 (Cretaceous, Ammonoidea). Geobios 27 : 583-589.

Kern A. D. & Hahn M.W., 2018. The neutral theory in light of natural selection. Molecular biology and evolution 35 : 1366-1371.

Kettlewell H.B., 1973. The Evolution of Melanism. Oxford University Press, Oxford.

Kimura M., 1968. Evolutionary rate at the molecular level. Nature 217 : 624-626.

Kimura M., 1983. The Neutral Theory of Molecular Evolution. Cambridge University Press, Cambridge.

King M., 1993. Species Evolution: The Role of Chromosome Change.

Cambridge University Press, Cambridge.

King J. L. & Jukes T. H., 1969. Non-Darwinian evolution. Science 164 : 788-798.

Kingsolver J.G., Hoekstra H.E., Hoekstra J. M., Berrigan D., Vignieri S., Hill C., Hoang A., Gilbert P., Beerli P., 2001. The strength of phenotypic selection in natural populations. American naturalist 157(3) : 245-261.

Kirk D. L., 1998. Volvox : Molecular-Genetic Origins of Multicellularity and Cellular Differentiation. Cambridge University Press, Cambridge.

Kirschner M.W. & Gerhart J. C., 2005. The plausibility of Life. Yale University Press, New Haven.

Kisel Y. & Barraclough T. G., 2010. Speciation has a spatial scale that depends on levels of gene flow. American naturalist 175 : 316-334.

Kleiber M., 1932. Body size and metabolism. Hilgardia 6 : 315-332.

Klepacka D., Young D., Brzeskiewicz L., Schoolcraft W., Katz-Jaffe M., 2014. Infertility patients with chromosome inversions are susceptible to an inter-chromosomal effect. ASRM Annual meeting abstracts, Vol. 102, N° 3.

Klug C., Kröger B., Klug C., Riegraf W., Lehmann J., 2012. Soft-part preservation in heteromorph ammonites from the Cenomanian-Turonian Boundary Event (OAE 2) in north-west Germany. Palaeontology 55 : 1307-1331.

Kneightley P. D. & Eyre-Walker A., 2000. Deleterious mutations and the evolution of sex. Science 290 : 331-333.

Knoll A.H., 2003. Life on a Young Planet. Princeton University Press, Princeton.

Knowlton N.L. & Weigt L.A., 1998. New dates and new rates for divergence across the Isthmus of Panama. Proceedings royal society of London B 263 : 2257-2263.

Koch P.L. & Barnosky A. D., 2006. Late Quaternary extinctions: State of the debate. Annual review of ecology evolution and systematics, 37: 215-250.

Koehl M. A., 1996. When does morphology matter ? Annual review of ecology and systematics. 27 : 501-542.

Kolar C.S. & Lodge D. M., 2002. Ecological predictions and risk assessment for alien fishes in North America. Science 298 : 1233-1236.

Kondrashov A. S., Rogozin I.B., Wolf Y.I., Koonin E.V., 2002. Selection in the evolution of gene duplication. Genome biology 3 : Research 8.1-8.9.

Kooijman S. A., 2000. Dynamic Energy and Mass Budgets in Biological Systems. Cambridge University Press (2 edition), Cambridge.

Kopp M. & Hermisson J., 2008. Competitive speciation and costs of choosiness. Journal of evolutionary biology 21 : 1005-1023.

Koufopanou V., 1994. The evolution of soma in the Volvocales. American

naturalist 143(5) : 907-931.

Kozak K. H. & Wiens J.J., 2006. Does niche conservatism promote speciation ? A case study in North American salamanders. Evolution 60(12) : 2604-2621.

Kreitman M., 1996. The neutral theory is dead. Long life the neutral theory. BioEssays 18(8) : 678-683. https://doi.org/10.1002/bies.950180812

Kruger K., Grabowski P. J., Zaug A. J., Sands J., Gottschling D. E., Cech T.R., 1982. Self-splicing RNA : Autoexcision and autocyclization of the ribosomal RNA intervening sequence of *Tetrahymena*. Cell 31 : 147-157.

Kulicki C., 1979. The ammonite shell: Its structure, development and biological significance. Acta palaeontologica polonica 39 : 97-142.

Kunin W.E. & Gaston K.J. (eds.). 1997. The Biology of Rarity. Chapman & Hall, London.

Kurtén B., 1953. On the variation and population dynamics of fossil and recent mammal populations. Acta zoologica fennica 76 : 1-122.

Kunkel T.A. & Bebeneck K., 2000. DNA replication fidelity. Annual review of biochemistry 69 : 497-529.

Kunkel T.A. & Erie D. A., 2005. DNA mismatch repair. Annual review biochemistry 74 : 681-710.

Kuraku S. & Meyer A., 2009. The evolution and maintenance of Hox gene clusters in vertebrates and the teleost-specific genome duplication. International journal of developmental biology 53 : 765-773.

Kutschera U. & Niklas K.J., 2004. The modern theory of biological evolution: An expanded synthesis. Naturwissenschaften 91 : 255-276.

Labandeira C.C. & Phillips T. L., 1996. Insect fluid feeding on Upper Pennsylvanian tree ferns (Palaeodictyoptera : Marattiales) and the early history of the piercing-and-sucking functional group. Annals of the entomological society of America 89 : 157-183.

LaCelle M., Kumano M., Kurita K., Yamane K., Zuber P., Nakano M., 1996. Oxygen-controlled regulation of the flavohemoglobin gene in *Bacillus subtilis*. Journal bacteriology 178 : 3803-3808.

Lack D., 1947a. The significance of clutch-size. Part I. Intraspecific variations ; Part II. Factors involved. Ibis 89 : 302-352.

Lack D., 1947b. Darwin's Finches. Cambridge University Press, Cambridge.

Lack D., 1948. The significance of clutch-size. Part III. Some interspecific comparisons. Ibis 90 : 22-45.

Lack D., 1954. The Natural Regulation of Animal Numbers. Oxford University Press, Oxford.

Lack D., 1966. Population Studies of Birds. Clarendon Press, Oxford,

England.

Ladle R. J., Johnstone R.A., Judson O.P., 1993. Coevolutionary dynamics of sex in a metapopulation: Escaping the Red Queen. Proceedings royal society of London, B 253 : 155-160.

Lafferty K.D. & Suchanek T. H., 2016. Revisiting Paine's 1966 sea star removal experiment, the most-cited empirical article in the American Naturalist. The American Naturalist 188 : 365-378.

Laland K.N., 2022. La symphonie inachevée de Darwin. Édition la Découverte, Paris.

Laland K.N., Uller T., Feldman M., Sterelny K., Müller G., Moczek A., Jablonka E., Odling-Smee J., 2015. The extended evolutionary synthesis: Its structure, assumptions and predictions. Proceedings royal society B 282 : 20151019 http://dx.doi.org/10.1098/rspb. 20151019

Lamarck J. B. 1809. Philosophie Zoologique. Paris.

Lamarck J. B., 1815-1822. Histoire Naturelle des Animaux sans Vertèbres, Tome 1. Verdière, Paris.

Lamont B.B., He T., Enright N.J., Krauss S.L., Miller B.P., 2003. Anthropogenic disturbance promotes hybridization between *Banksia* species by altering their biology. Journal of evolutionary biology 16 : 551-557.

Lamotte Maxime, 1994. Théorie Actuelle de l'Évolution. Hachette, Paris.

Land M. & Nilsson D., 2012. Animal Eyes. Oxford University Press, Oxford.

Lande R., 1976. Natural selection and random genetic drift in phenotypic evolution. Evolution 30 : 314-334.

Lande R., 1979. Quantitative genetic analysis of multivariate evolution, applied to brain: Body size allometry. Evolution 33 : 402-416.

Lande R., 1982. A quantitative genetic theory of life history evolution. Ecology 63 : 607-615.

Lande R., 1993. Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. American Naturalist 142 : 911-927.

Lande R. & Arnold S. J., 1983. The measurement of selection on correlated characters. Evolution 36 : 1210-1226.

Landman N. H., 1984. Not to be or to be ? Natural history 93 : 38-41.

Landman N. H., Tanabe K., Shigeta Y., 1996. Ammonoid embryonic development. In Landman N. H., Tanabe K., Davis R. A. (eds), Ammonoid Paleobiology. Pp 343-405, Topics in Geobiology, vol 13. Plenum Press, New York.

Landman N. H., Goolaerts S., Jagt J., Jagt-Yazykowa E. , Machalski M., Yacobucci M., 2014. Ammonite extinction and nautiloid survival at the end of

the Cretaceous. Geology 42 (8) : 707-710.

Landman N. H., Goolaerts S., Jagt J., Jagt-Yazykowa E. & Machalski M., 2015. Ammonites on the brink of extinction: Diversity, abundance, and ecology of the order Ammonoidea at the Cretaceous/Paleogene (K/Pg) Boundary. In Klug C., Korn D., De Baets K., Kruta I. & Mapes R. H. (eds.), Ammonoid Paleobiology: From Macroevolution to Paleogeography, Part 1. Pp 497-553, Topics in Geobiology 44, Springer Berlin.

Lane N., 2011. Energetics and genetics across the prokaryote-eukaryote divide. Biology direct 6 : 35.

Lane N., Martin W. F., 2012. The origin of membrane bioenergetics. Cell 151(7) : 1406-1416.

Lankau R.A., 2011. Rapid evolutionary change and the coexistence of species. Annual review of ecology, evolution and systematics 42 : 335-354.

Lankau R.A. & Strauss S.Y., 2008. Community complexity drives patterns of natural selection on a chemical defense of *Brassica nigra*. American Naturalist 171 : 150-161.

Lankau R.A., Strauss S.Y., 2011. Newly rare or newly common: Evolutionary feedbacks through changes in population density and relative species abundance, and their management implications. Evolutionary Applications 4: 338-353.

Lanzaro G. & Lee Y., 2013. Speciation in *Anopheles gambiae* – The distribution of genetic polymorphism and patterns of reproductive isolation among natural populations. In Manguin S. (ed.), *Anopheles* mosquitoes – New insights into malaria vectors. Pp 173-196, IntechOpen Publisher.

Laptikhovsky V. L., Rogov M. A., Nikolaeva S. E., Arkhipkin A.I., 2013. Environmental impact on ectochocleate cephalopod reproductive strategies and the evolutionary significance of cephalopod egg size. Bulletin of geosciences, 88 : 83-94.

Lartigue C., Glass J. I., Alperovich N., Pieper R., Parmar P.P., Hutchison C. A., Smith H.O., Venter J. C., 2007. Genome transplantation in bacteria: Changing one species to another. Science 317 : 632-638.

Latchman D.S., 1996. Inhibitory transcription factors. International journal of biochemistry and cell biology 28(9) : 965-974.

Lauder G. V., 1996. The argument from design. In Rose M. R. & Lauder G. V. (eds.). Adaptation. Academic Press, San Diego.

Lavigne F., Martin G., Anciaux Y., Papaïx J., Roques L., 2018. When sinks become sources : Adaptive colonization in asexuals. Preprint https://doi.org/ 10.1101/433235

Law J. H. & Crespi B.J., 2002. Recent and ancient asexuality in *Timema* walking sticks. Evolution 56(8) : 1711-1717.

Lawrence J. G. & Ochman H., 1998. Molecular archaeology of the *Escherichia coli* genome. PNAS USA 95 : 9413-9417.

Lawton J. H., 1993. Range, population abundance and conservation. Trends in ecology and evolution. 8 : 409- 413.

Lawton J. H., 1999. Are there general laws in ecology ? Oikos 84 : 177-192.

Lawton J. H., 2000. Concluding remarks: A review of some open questions. In Hutchings M., John E., Stewart A. (eds.), The Ecological Consequences of Environmental Heterogeneity. Pp 401-424. 40th Symposium of the British Ecological Society, Blackwell Science, Oxford U.K.

Lawton J. H. & Brown K. C., 1986. The population and community ecology of invading insects. Philosophical transaction of the royal society London B 314 : 607-617.

Leaché A. D., Banbury B. L., Linkem C. W., Oca A., 2016. Phylogenomics of a rapid radiations: Is chromosomal evolution linked to increased diversification in North American spiny lizards (genus *Sceloporus*) ? BMC evolutionary biology 16 :63.

Lecuyer C., Amiot R., Buffetaut E., 2018. Isotopic Geochemistry and Paleobiology. Elsevier.

Lee M.S. & Doughty P., 2003. The geometric meaning of macroevolution. Trends in ecology and evolution, 18 (6) : 263-266.

Legendre S., 1989. Les communautés de mammifères du Paléogène (Éocène supérieur et Oligocène) d'Europe occidentale : structures, milieux et évolution. Münchner geowissenschaftliche abhandlungen, Reihe A. Geologie und Paläontologie 116 : 1-110.

Legreneur P., 2015. Phenotypic variations of the Guadeloupean Anoles. Technical report, Université de Lyon, DOI :

10.13140/RG.2.2.26232.85765

Le Guyader H., 2022. La corne de la discorde. Pour la science 536 : 92-94.

Le Guyader H., 2024. Le chromosome 2 humain, une histoire fusionnelle. Pour la Science, 556 : 92-94.

Lehman N., 2003. A case for the extreme antiquity of recombination. Journal of molecular evolution 56(6) : 770-777.

Leimu R. & Fischer M., 2008. A meta-analysis of local adaptation in plants PloS ONE, 3(12), e4010-e4010 https://doi.org/10.1371/journal

Lenormand T., 2002. Gene flow and the limits to natural selection. Trends in ecology and evolution 17 : 183-189.

Lenski R. E., 2004. Phenotypic and genomic evolution during a 20.000 generation experiment with the bacterium *Escherichia coli*. Plant breeding reviews 24 : 225-265.

Lenski R. E., 2017. Experimental evolution and the dynamics of adaptation and genome evolution in microbial populations. The ISME journal 11 : 2181-2194.

Lenski R. E. & Service P. M., 1982. The statistical analysis of population growth rates calculated from schedules of survivorship and fecundity. Ecology 63 : 655-662.

Levin L.A., Gage J. D., Martin C., Lamont P. A., 2000. Macrobenthic community structure within and beneath the oxygen minimum zone, NW Arabian Sea. Deep sea research Part II Topical studies in oceanography 47 : 189-226.

Levins R., 1962. Theory of fitness in a heterogeneous environment. The fitness set and adaptive function. American naturalist 96 : 361-373.

Levins R., 1968. Evolution in Changing Environments. Monographs in population biology. Princeton University Press, Princeton.

Levins R., 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. Bulletin of the entomological society of America 15 : 237-240.

Levins R. & Culver D., 1971. Regional coexistence of species and competition between rare species. PNAS USA 68 : 1246-1248.

Levinton J. S., 2001. Genetics, Paleontology, and Macroevolution. Cambridge University Press, Cambridge.

Levinton J. S. & Futuyma D. J., 1982. Macroevolution: Pattern and process introduction and background. Evolution 36 : 425-473.

Levitan D. R., Fukami H., Jara J., Kline D., McGovern T. M., McGhee K.E., Swanson C. A., Knowlton N., 2004. Mechanisms of reproductive isolation among sympatric broadcast-spawning corals of the *Montastraea annularis* species complex. Evolution 58 : 308-323.

Levy S., Sutton G., C Ng P., Feuk L., Halpern A., Walenz B., Axelrod N., Huang J. et al., 2007. The diploid genome sequence of an individual human. PloS Biol. 5(10) : e254. doi : 10.1371

Lewis E. B., 1978. A gene complex controlling segmentation in *Drosophila*. Nature 276 : 565 – 570.

Lewis A. R. & Choat J. H., 1993. Spawning mode and reproductive output of the tropical cephalopod *Idiosepius pygmaeus*. Canadian journal of fisheries and aquatic sciences 50 : 20-28.

Lewontin R. C., 1970. The units of selection. Annual review of ecology and systematics, 1 : 1-18.

Lewontin R., 1978. L'adaptation. Pour la science, 13 : 125-137.

Li G. X. & Zhu M.Y., 2001. Discrete sclerites of *Microdictyon* (Lower Cambrian) from the Fucheng Section, Nanzheng, South Shaanxi. Acta

Palaeontologica Sinica 40 (supp.) : 227-235.

Lieberman B.S. & Eldredge N., 2014. What is punctuated equilibrium? What is macroevolution? A response to Pennell et *al*. Trends in Ecology & Evolution, 29 (4) : 185-186.

Liem K. F. & Wake D. B., 1985. Morphology: Current approaches and concepts. In Hildebrand M., Bramble D. M., Liem K.L., Wake D.B. (eds.), Functional Vertebrate Morphology. Pp 366-377, Harvard University Press, Cambridge, MA.

Lindeman R. L., 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. Ecology 23 : 399-417.

Liow L.H., Van Valen L., Stenseth N.C., 2011. Red Queen: From populations to taxa and communities. Trends in Ecology and Evolution, 26 (7) : 349-358.

Liow L.H., Reitan T., Harnik P.G., 2015. Ecological interactions on macroevolutionary time scales: Clams and brachiopods are more than ships that pass in the night. Ecology Letters, 18 : 1030-1039.

Lipman D. & Wilbur W., 1991. Modeling neutral and selective evolution of protein folding. Proceedings of the royal society of London, series B 245 : 7-11.

Lister A. M., Sher A.V., Van Essen H., Wei G., 2005. The pattern and process of mammoth evolution in Eurasia. Quaternary International 126-28 : 49-64.

Liu S., Westbury M., Dussex N., Antoine P.O., Gilbert T. et al., 2021. Ancient and modern genomes unravel the evolutionary history of the rhinoceros family. Cell184 : 4874-4885.

Livingstone D. A., 1967. Postglacial vegetation of the Ruwenzori Mountains in equatorial Africa. Ecological monographs 37(1) : 25-52.

Lodge D. M., 1993. Species invasions and deletions. In Kareiva P. M., Kingsolver J.G., Huey R.B. (eds.), Biotic Interactions and Global Change. Pp 367-387, Sinauer Associates, Sunderland MA.

Loeuille N., 2010. Influence of evolution on the stability of ecological communities. Ecology Letters 13 : 1536-1545.

Lohmueller K.E., Albrechtsen A., Li Y., Kim S., Korneliussen T., Vinckenbosch N., Tian G., Huerta-Sanchez E., Feder A., Grarup N. et al., 2011. Natural selection affects multiple aspects of genetic variation at putatively neutral sites across the human genome. PloS Genetics 7 :e1002326

Lomolino M. V., 2005. Body size evolution in insular vertebrates: Generality of the island rule. Journal of Biogeography, 32 : 1683-1699.

Longridge L.M. & Smith, P.L., 2015. Ammonoids at the Triassic-Jurassic transition: Pulling back from the edge of extinction. In Klug C., Korn D., De

Baets K., Kruta I. & Mapes R. H. (eds.), Ammonoid Paleobiology: From Macroevolution to Paleogeography, Part 1. Pp 475-496, Topics in Geobiology, 44. Springer, Berlin.

Losos J. B., 2009. Lizards in an Evolutionary Tree. University of California Press, Berkeley.

Losos J. B. & Schluter D., 2000. Analysis of an evolutionary species-area relationship. Nature 408 : 847-850.

Losos J. B. & Ricklefs R. E. (eds.), 2010. The Theory of Island Biogeography Revisited. Princeton University Press, Princeton.

Lowe D. J. & Palmer D. J., 2005. Andisols of New Zealand and Australia. Journal of integrated field science 2: 39-65.

Lowry D. B., Modliszewski J. L., Wright K. M., Wu C. A., Willis J. H., 2008 a. The strengh and genetic basis of reproductive isolating barriers in flowering plants. Philosophical transactions of the royal society B-Biological sciences 363: 3009-3021.

Lowry D.B., Rockwood R.C., Willis J. H., 2008b. Ecological reproductive isolation of coast and inland races of *Mimulus guttatus*. Evolution 62 : 2196-2214.

Lu J., Li W., Wu C., 2003. Comment on « Chromosomal speciation and molecular divergence-accelerated evolution in rearranged chromosomes ». Science 302(5647) : 988.

Lukačišinova M., Novak S., Paixão T., 2017. Stress-induced mutagenesis: Stress diversity facilitates the persistence of mutator genes. PloS computational Biology. 13(7) : e1005609.

Lukeneder A., 2015. Ammonoid habitats and life history. In Klug C., Korn D., De Baets K., Kruta I. & Mapes R. H. (eds.), Ammonoid Paleobiology: From Anatomy to Ecology, Part 1. Pp 689-791, Topics in Geobiology. Springer, Berlin.

Luria S. & Delbrück M., 1943. Mutations of bacteria from virus sensitivity to virus resistance. Genetics 28 : 491-511.

Lyell C., 1830. Principles of Geology. John Murray, London.

Lynch J. D., 1989. The gauge of speciation: On the frequencies of modes of speciation. In Otte D. & Endler J. A. (eds.), Speciation and its Consequences. Sinauer associates, Sunderland MA.

Lynch M., 1987. The consequences of fluctuating selection for isozyme polymorphisms in *Daphnia*. Genetics 115: 657-669.

Lynch M., 1993. Evolutionary genetics of *Daphnia*. In Real L.A. (ed.), Ecological Genetics. Pp 109-128. Princeton University Press, Princeton.

Lynch M., 2007. The Origins of Genome Architecture. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

Lynch M. & Deng H.W., 1994. Genetic slippage in response to sex. American naturalist 144 : 242-261.

Lynch M. & Conery J. S., 2000. The evolutionary fate and consequences of duplicate genes. Science 290 : 1151-1155.

Lynch M. & Marinov G.K., 2016. Reply to Lane and Martin: Mitochondria do not boost the bioenergetic capacity of eukaryotic cells. PNAS USA 113(6) : 667-668.

Lynch M. & Marinov G.K., 2017. Membranes, energetics, and evolution across the prokaryote-eukaryote divide. eLife 2017. 6 :e20437. DOI : 10.7554/eLife.20437

Lynch M., Buerger R., Butcher D., Gabriel W., 1993. The mutational meltdown in asexual populations. Journal of heredity 84 : 339-344.

Lynch M., Sung W., Morris K., Coffey N., Landry C. R. et al., 2008. A genome-wide view of the spectrum of spontaneous mutations in yeast. PNAS USA 105 : 9272-9277.

Lynch M., Gutenkunst R., Ackerman M., Spitze K., Ye Z., Maruki T., Jia Z., 2017 Population genomics of *Daphnia pulex*. Genetics 206 : 315-332.

Lynch V. J., Nnamani M.C., Kapusta A., Brayer K., Plaza S. L., Mazur E. C. et al., 2015. Ancient transposable elements transformed the uterine regulatory landscape and transcriptome during the evolution of mammalian pregnancy. Cell Reports 10 : 551-561.

Madden R.H., 2015. Hypsodonty in Mammals. Cambridge University Press, Cambridge.

Maderspacher F., 2017. Epigenetics. In Losos J. (ed.), The Princeton Guide to Evolution, pp. 422-429, Princeton University Press, Princeton.

Magurran A.E., 2005. Evolutionary Ecology, The Trinidadian Guppy. Oxford Series in Ecology and Evolution. Oxford University Press, Oxford.

Magurran A.E. & Henderson P. A., 2003. Explaining the excess of rare species in natural species abundance distributions. Nature 422 : 714-716.

Magurran A.E., Seghers B. H., Shaw P.W., Carvalho G.R., 1995. The behavioral diversity and evolution of guppy, *Poecilia reticulata*, populations in Trinidad. Advances in the study of behavior 24 : 155-202.

Maharjan R., Nilsson S., Sung J., Haynes K., Beardmore R., Hurst L., Ferenci T., Gudelj I., 2013. The form of a trade-off determines the response to competition. Ecology letters 16(10) : 1267-1276.

Majerus M. E., 1998. Melanism Evolution in Action. Oxford University Press, Oxford.

Majewski J. & Cohan F. M., 1998.The effect of mismatch repair and heteroduplex formation on sexual isolation in *Bacillus*. Genetics 148: 13-18.

Maklakov A., Carlsson H., Denbaum P., Lind M., Mautz B., Hinas, A.,

Immler S., 2017. Antagonistically pleiotropic allele increases lifespan and late-life reproduction at the cost of early-life reproduction and individual fitness. Proceedings of the royal society B, 284, 20170376.

Malhotra A. & Thorpe R.S., 1994. Parallels between island lizards suggests selection on mitochondrial DNA and morphology. Proceedings royal society London B, 257 : 37-42.

Mallet J., 1995. A species definition for the modern synthesis. Trends Ecology and Evolution 10 : 294-299.

Mallet J., 2001. The speciation revolution. Journal evolutionary biology 14 : 887-888.

Mallet J., 2007. Hybrid speciation. Nature 446 : 279-283.

Mallet J., 2008. Mayr's view of Darwin: Was Darwin wrong about speciation ? Biological journal of the Linnean society. 95 :3-16.

Mann M. E. & Seehausen O., 2011. Ecology, sexual selection and speciation. Ecology letters 14 : 591-602.

Marcon E. & Moens P.B., 2005. The evolution of meiosis: Recruitment and modification of somatic DNA repair proteins. BioEssays 27(8) : 795-808.

Margulis L., 1970. Origin of Eukaryotic Cells. Yale University Press, New Haven.

Margulis L., 2000. Symbiosis and the origin of protists. In Margulis L., Matthews C., Haselton A. (eds.). Environmental Evolution, p. 141-157, the MIT Press, Cambridge MA.

Margulis L. & Sagan D., 1986. Origins of Sex: Three Billion Years of Genetic Recombination. Yale University Press, New Haven.

Margulis L. & Sagan D., 1995. What is life ? University of California Press, Berkeley.

Margulis L. & Sagan D., 2002. Acquiring Genomes. A theory of the Origins of Species. Basic Books, New York.

Mark M., RiJ. L. i F. M., Chambon P., 1997. Homeobox genes in embryogenesis and pathogenesis. Pediatric Research 42 : 421-429.

Markwick P. J., 1998. Crocodilian diversity in space and time: The role of climate in paleoecology and its implication for understanding K/T extinctions. Paleobiology 24: 470-497.

Marshall C., 2006. Explaining the Cambrian 'explosion' of animals. Annual review of earth and planetary sciences. 34 : 355-384.

Martchenko M., Levitin A., Hogues H., Nantel A., Whiteway M., 2007. Transcriptional rewiring of fungal galactose-metabolism circuitry. Current biology 17 : 1007-1013.

Martens K., Schon I., Meisch C., Horne D. J., 2008. Global diversity of ostracods (Ostracoda, Crustacea) in freshwater. Hydrobiologia 595 : 185-193.

Martin P.S. & Klein R. G. (eds.), 1984. Quaternary Extinctions, a Prehistoric Revolution. The University of Arizona Press, Arizona, Tucson.

Martin C.H., Cutler J., Friel J., Dening Touokong C., Coop G., Wainwright P., 2015. Complex histories of repeated gene flow in Cameroon crater lake cichlids cast doubt on one of the clearest examples of sympatric speciation. Evolution 69(6) : 1406-1422.

Matsubayashi K.W., Ohshima I., Nosil P., 2010. Ecological speciation in phytophagous insects. Entomologia experimentalis et applicata 134 : 1-27.

Mattenberger F., Sabater-Muñoz B., Toft C., Fares M. A., 2017. The phenotypic plasticity of duplicated genes in *Saccharomyces cerevisiae* and the origin of adaptations. G3 (Bethesda, Md.) 7(1) : 63-75.

Matthew W. D., 1915. Climate and evolution. Annals of the New York Academy of Science 24: 171-318.

Matthews T. J. & Whittaker R. J., 2014. Neutral theory and the species abundance distribution : recent developments and prospects for unifying niche and neutral perspectives. Ecology and evolution 4(11) : 2263-2277.

Mavárez J., Salazar C. A., Bermingham E., Salcedo C. Jiggins C., Linares M., 2006. Speciation by hybridization in *Heliconius* butterflies. Nature 441(7095) : 868-871.

Maxwell M. R., Macy W.K., Odate S., Hanlon R.T., 1998. Evidence for multiple spawning by squids (*Loligo pealeii*) in captivity. The biological bulletin, Woods Hole 195: 225-226.

Mayden R. L., 1997. A hierarchy of species concepts: The denouement in the saga of the species problem. In Claridge M. F., Dawah H. A., Wisson M. R. (eds.), Species: The Units of Biodiversity. Pp : 381-423, Chapman & Hall, London.

Mayhew P., 2006. Discovering Evolutionary Ecology. Oxford University Press, Oxford.

Mayhew P. J., Bell M. A., Benton T. G. McGowan A. L., 2012. Biodiversity tracks temperature over time. PNAS USA 109(38): 15141-15145.

Maynard Smith J., 1964. Group selection and kin selection. Nature 201 : 1145-1147.

Maynard-Smith J., 1966. Sympatric speciation. American naturalist 100 : 637-650.

Maynard Smith J., 1978. The Evolution of Sex. Cambridge University Press, Cambridge.

Maynard Smith J., 1984a. Palaeontology at the high table. Nature, 309 : 401-402.

Maynard Smith J., 1984b. The population as a unit of selection. In

Shorrocks B. (ed.) Evolutionary Ecology, 23rd British Ecological Society Symposium. Pp 195-202, Blackwell, Oxford.

Maynard Smith J., 1986. Contemplating life without sex. Nature 324 : 300-301.

Maynard Smith J. & Haigh J., 1974. The hitch-hiking effect of a favourable gene. Genetics research 23 : 23-35.

Maynard Smith J. & Szathmary E.1995 The Major Transitions in Evolution. Oxford University Press, Oxford.

Maynard Smith J., Burian R., Kauffman S., Alberch P., Campbell J., Goodwin B., Lande R., Raup D., Wolpert L., 1985. Developmental constraints and evolution. The quarterly review of biology 60 : 265-287.

Mayr E., 1940. Speciation phenomena in birds. American Naturalist 74: 249-278.

Mayr E., 1942. Systematics and the Origin of Species from the View-point of a Zoologist. Columbia University Press, New York.

Mayr E., 1954. Change of genetic environment and evolution. In Huxley J., Hardy A. C., Ford E.B. (eds.), Evolution as a process. Pp. 157-180, Allen & Unwin, London.

Mayr E., 1963. Animal Species and Evolution. Harvard University Press, Cambridge, Ma.

Mayr E., 1982. The Growth of Biological Thought: Diversity, Evolution, and Inheritance. Belknap Press, Harvard University Press, Cambridge, MA.

Mayr E., 1992. Darwin's principle of divergence. Journal of the history of biology 25(3) : 343-359.

Mayr E., 1994. Populations, espèces et évolution. Hermann, Paris.

Mayr E., 1997. The objects of selection. PNAS USA, 94 : 2091-2094.

de Mazancourt & Dieckmann U., 2004. Trade-off geometries and frequency-dependent selection. American naturalist 164(6) : 765-778.

McArthur R. H. & Wilson E. O., 1967. The theory of islands biogeography. Princeton University Press., Princeton.

McClintock B., 1950. The origin and behavior of mutable loci in maize. PNAS USA 36(6) : 344-355.

McDonald J. H. & Kreitman M., 1991. Adaptive protein evolution at the Adh locus in *Drosophila*. Nature 351 : 652-654.

McFadden B. J., 1986. Fossil horses from "Eohippus" (*Hyracotherium*) to *Equus*: Scaling, Cope's Law, and the evolution of body size. Paleobiology 12(4) : 355-369.

McFadden B. J., 1992. Fossil Horses: Systematics, Paleobiology, and Evolution of the Family Equidae. Cambridge University Press, Cambridge.

MacFadden B.J., 2005. Fossil horses, evidence for evolution.

Science 307(5716) : 1728-1730.

McGowan A. J. & Dyke G.J., 2007. A morphospace-based test for competitive exclusion among flying vertebrates: Did birds, bats and pterosaurs get in each other's space ? Trustees of the natural history museum 20 : 1230-1236.

McInerney F. A. & Wing S. L., 2011. The Paleocene-Eocene Thermal Maximum: A perturbation of carbon cycle, climate, and biosphere with implications for the future. Annual review of earth and planetary sciences, 39 : 489-516.

McNamara K.J. 1990. Evolutionary trends. Belhaven Press, London.

McNamara K.J., 2006. Evolutionary trends. In : Encyclopedia of Life Sciences. Wiley, Chichester doi : 10.1038/npg.els.0004136

McPeek M. A., 1996. Trade-offs, food web structure, and the coexistence of habitat specialists and generalists. American naturalist 148 : S124-S138.

McPeek M. A., 1998. The consequences of changing the top predator in a food web: A comparative experimental approach. Ecological Monography 68 : 1-23.

McPeek M. A. & Brown J. M., 2000. Building a regional species pool: Diversification of the *Enallagma* damselflies in eastern North America. Ecology 81 : 904-920.

McPeek M. A. & Gomulkiewicz R., 2005. Assembling and depleting species richness in metacommunities. In Holyoak M., Leibold M. A., Holt R. D. (eds.), Metacommunities, spatial dynamics and ecological communities. Pp. 355-373, University of Chicago Press, Chicago.

McPhee R. D. (ed.), 1999. Extinctions in near time. Causes, contexts and consequences. Advances in Vertebrate Paleobiology. Kluwer Academic, La Haye.

McShea D. W., 1994. Mechanisms of large-scale evolutionary trends. Evolution 48 : 1747-1763.

McShea D. W. & Brandon R. N., 2010. Biology's First Law. University of Chicago Press, Chicago.

McShea D. W., 2017. Evolution of complexity. In Nuno de la Rosa L. & Müller G. B. (eds.), Evolutionary Developmental Biology. Pp 1-11, Springer International Publishing, Berlin.

McShea D. W., Wang S.C., Brandon R. N., 2019. A quantitative formulation of biology's first law. Evolution 73(6) : 1101-1115.

Martin T., 1995. Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation, and food. Ecological monographs 65(1) : 101-127.

Médail F. & Diadema K., 2009. Glacial refugia influence plant diversity patterns in the Mediterranean basin. Journal of biogeography 36(7) :

1333-1345.

Meloro C., Raia P., Carotenuto F., Barbera C., 2008. Diversity and turnover of Plio-Pleistocene large mammal fauna from the Italian Peninsula. Palaeogeography., Palaeoclimatology, Palaeoecology 268(1) : 58-64.

Mendel G., 1865-1869. Versuche über pflanzen-hybriden, in Verhandlungen des naturforschenden vereines in Brünn, IV : 3-47.

Merlo L.M., Pepper J. W., Reid B. J., Maley C.C., 2006. Cancer as an evolutionary and ecological process. Nature reviews cancer 6 : 924-935.

Metzger J.J. & Eule S., 2013. Distribution of the fittest individuals and the rate of Muller's Ratchet in a model with overlapping generations. PLOS computational biology, 9(11), e1003303

Michaux B., 1987. An analysis of allozymic characters of four species of New Zealand *Amalda* (Gastropoda : Olividae : Ancillinae). New Zealand Journal of Zoology, 14 : 359-366.

Michod R. E., 1999. Darwinian dynamics: Evolutionary transitions in fitness and individuality. Princeton University Press, Princeton NJ.

Michod R. E., 2006. The group covariance effect and fitness trade-offs during evolutionary transitions in individuality. PNAS USA 103(24) : 9113-9117.

Michod R. E., 2007. Evolution of individuality during the transition from unicellular to multicellular life. PNAS USA 104 (suppl 1) : 8613-8618.

Miller S. L., 1953. A production of amino acids under possible primitive earth conditions. Science 117 (3046) 528-529.

Miller III W., 2016. The Species problem: Concepts, conflicts, and patterns preserved in the fossil record. In Allmon W. D. & Yacobucci M.M. (eds.), Species + Speciation in the Fossil Record. Pp 28-58. University of Chicago Press, Chicago.

Miller, A. & Mao, S., 1995. Association of orogenic activity with the Ordovician radiation of marine life. Geology 23 : 305-308.

Milner A. C., Milner A. R. & Evans S. E., 2000. Amphibians, reptiles and birds: A biogeographical review, In Culver S. J. & Rawson P. F. (eds.), Biotic Response to Global Change. Pp 316-332, Cambridge University Press, Cambridge.

Mittelbach G.G., Schemske D., Cornell H., Allen A., Brown J., Bush M., Harrison S. et al., 2007. Evolution and the latitudinal diversity gradient: Speciation, extinction and biogeography. Ecology letters 10 : 315-331.

Mittelbach G.G. & McGill B., 2019. Community Ecology (2de édition). Oxford University Press, Oxford.

Modrich P. & Lahue R., 1996. Mismatch repair in replication fidelity, genetic recombination, and cancer biology. Annual review of biochemistry

65 : 101-133.

Mole S., 1994. Trade-offs and constraints in plant-herbivore defense theory: A life-history perspective. Oikos 71 : 3-12.

Monier A., Pagarete A., de Vargas C., Allen M. J., Claverie J. M., Ogata H., 2009. Horizontal gene transfer of an entire metabolic pathway between a eukaryotic alga and its DNA virus. Genome Research 19(8) : 1441-1449.

Monnet C., Klug C. & De Baets K., 2015.Evolutionary patterns of ammonoids: Phenotypic trends, convergence, and parallel evolution. In Klug C., Korn D., De Baets K., Kruta I. & Mapes R. H. (eds.), Ammonoid Paleobiology: From Macroevolution to Paleogeography, Part 1. Pp 95-142, Topics in Geobiology, 44, Springer, Berlin.

Monod J., 1942. Recherches sur la Croissance des cultures Bactériennes. Hermann et Cie, Paris.

Monod J., 1971. Chance and Necessity, Knopf, New York.

Montanucci R. R., 1968. Comparative dentition in four Iguanid lizards. Herpetologica 24 : 305-315.

Montville R., Froissart R., Remold S., Tenaillon O., Turner P., 2005. Evolution of mutational robustness in an RNA virus. PloS Biology 3(11) e381

Moreau R. E., 1963. Vicissitudes of the African biomes in the late Pleistocene. Journal of zoology 141(2) : 395-421.

Moreau R. E., 1966. The Bird Faunas of Africa and its Islands. Academic Press, New York.

Morgan T. H., 1916. A critique of the Theory of Evolution. Princeton University Press.

Morgan T. H., 1919. The Physical Basis of Heredity. J. B. Lippincott, Philadelphia.

Morgan T. H., 1926. The Theory of the Gene. Yale University Press, New Haven.

Morin S. J., Eccles J., Iturriaga A., Zimmerman R., 2017. Translocations, inversions and other chromosome rearrangements. Fertility and sterility 107(1) : 19-26.

Morjan C.L. & Rieseberg L.H., 2004. How species evolve collectively: Implications of gene flow and selection for the spread of advantageous alleles. Molecular ecology 13 : 1341-1356.

Morse E., 1874. On the tarsus and carpus of birds. Annals of the lyceum of natural history of New York 10(1) : 141-158.

Motoo Kimura, 1968. Evolutionary rates at the molecular level. Nature, 217 : 624-626.

Mouquet N., Hoopes, M. F., Amarasekare P., 2005. The world is patchy and heterogeneous ! Trade-off and source-sink dynamics in competitive

metacommunities. In Holyoak M., Leibold M. A., Holt R. D. (eds.), Metacommunities Spatial Dynamics and Ecological Communities. Pp 237-262, University of Chicago press, Chicago.

Moutinho A. F., Eyre-Walker A., Dutheil J.Y., 2021. Testing the adaptive walk model of gene evolution. BioRxiv the preprint server for biology, Cold spring harbor laboratory. doi:
https://doi.org/10.1101/2021.04.28.441765

Moyle P.B. & Marchetti M. P., 2006. Predicting invasion success: Freshwater fishes in California as a model. BioScience 56 : 515-524.

Muller H. J., 1932. Some genetic aspects of sex. American naturalist 66(703) : 118-138.

Muller H. J., 1942. Isolating mechanisms, evolution, and temperature. Biology Symposium 6 : 71-125.

Muller H. J., 1964. The relation of recombination to mutational advance. Mutation research 106 : 2-9.

Muller-Landau H. C., 2008. Colonization-related trade-offs in tropical forests and their role in the maintenance of plant species diversity. In Carson W. & Schnitzer S. (eds.), Tropical Forest Community Ecology. Pp 182-195 Wiley-Blackwell, Chichester.

Muntzing A., 1930. Uber Chromosomenvermehrung in *Galeopsis*-Kreuzungen und ihre phylogenetische Bedeutung. Hereditas 14 : 153-172.

Murray O., 1971. The Greek symposium in history. Times literary supplement, 6, 1307-1308.

Myers C. E., Lieberman B.S., 2011. Sharks that pass in the night: Using geographical information systems to investigate competition in the Cretaceous Western Interior seaway. Proceedings of the Royal Society B 278: 681-689.

Nadeau N. J. & Jiggins C. D., 2010. A golden age for evolutionary genetics ? Genomic studies of adaptation in natural populations. Trends in genetics 26 : 484-492.

Narbonne G.M., 2004. Modular construction of early Ediacaran complex life forms. Science, 305(5687) : 1141-1144.

National Park Service, 1978. Management Policies, Washington DC : US government printing office.

Navarro A. & Barton N. H., 2003a. Accumulating postzygotic isolation in parapatry: A new twist on chromosomal speciation. Evolution 57 : 447-459.

Navarro A. & Barton N. H., 2003 b. Chromosomal speciation and molecular divergence – accelerated evolution in rearranged chromosomes. Science 300(5617) : 321-324.

Nee S. & Stone G., 2009. Plankton – Not so paradoxical after all. In Witman J. D. & Roy K. (eds.), Marine Ecology. Pp 195-204, University of

Chicago Press, Chicago.

Nei M. & Nozawa M., 2011. Roles of mutation and selection in speciation: From Hugo de Vries to the modern genomic era. Genome biology and evolution 3 : 812-829.

Neige P., Dera G., Dommergues J-L., 2013. Adaptive radiation in the fossil record: A case study among Jurassic ammonoids. Journal of paleontology 56: 1247-1261.

Neiman M., Lively C. M., Meirmans S., 2017. Why sex ? A pluralist approach revisited. Trends in ecology et evolution, TREE 2252, pp. 12.

Nesis, K.N., 2002. Life style strategies of recent cephalopods: A review. Bulletin of marine Science 71(2): 561-579.

Newell N. D., 1952. Periodicity in invertebrate evolution. Journal of Paleontology 26: 371-385.

Newell N. D., 1956a. Fossil populations. In Sylvester-Bradley P. C. (ed.). The Species Concept in Palaeontology: A Symposium. Pp 63-82. Systematics Association, London.

Newell N.D., 1956 b. Catastrophism and the fossil record. Evolution 10(1) : 97-101.

Newell N. D., 1963. Crises in the history of life. Scientific american, 208(2): 76-92.

Niklas K., 2002. Computer models of early land plant evolution. Annual review of earth and planetary sciences 32 : 47-66.

Nilsson D. E. & Pelger S., 1994. A pessimistic estimate of the time required for an eye to evolve. Proceedings of the royal society of London B : Biological Sciences 256(1345) : 53-58.

Noble G.K., 1926. Kammerer's *Alytes*. Nature 118 : 209-210.

Noor M. A. & Bennett S. M., 2009. Islands of speciation or mirages in the desert ? Examining the role of restricted recombination in maintaining species. Heredity 103 : 439-444.

Noor M. A., Grams K.L., Bertucci L.A., Reiland J., 2001. Chromosomal inversions and the reproductive isolation of species. PNAS USA 98 : 12084-12088.

Nosil P., 2007. Divergent host plant adaptation and reproductive isolation between ecotypes of *Timema cristinae* walking sticks. American Naturalist 169 : 151-162.

Nosil P., 2012. Ecological Speciation. Oxford Series in Ecology and Evolution. Oxford University Press, Oxford.

Nosil P. & Harmon L. J., 2009. Niche dimensionality and ecological speciation. In Butlin R., Bridle J., Schluter D. (eds.), Speciation and Patterns of Diversity. Pp 127-154. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Nosil P. & Feder J. L., 2012. Genomic divergence during speciation: Causes and consequences. Philosophical transaction royal society B 367 : 332-342.

Nosil P., Crespi B.J., Sandoval C. P., 2002. Host-plant adaptation drives the parallel evolution of reproductive isolation. Nature 417(6887), 440. https://doi.org/10.1038/417440a.

Nosil P., Vines T. H., Funk D. J., 2005. Perspective : Reproductive isolation caused by natural selection against immigrants from divergent habitats. Evolution 59 : 705-719.

Novacek M. J. & Wheeler Q.D., 1992. Extinction and Phylogeny. Columbia University Press, New York.

Nowak M. A., McAvoy A., Allen B., Wilson E. O. 2017. The general form of Hamilton's rule makes no predictions and cannot be tested empirically. PNAS USA 114(22) : 5665-5670.

Nowell R.W., Almeida P., Wilson C.G., Smith T.P., Fontaneto D., Crisp A., Micklem G., Tunnacliffe A., Boschetti C., Barraclough T. G., 2018. Comparative genomics of bdelloid rotifers: Evaluating the effects of asexuality and desiccation tolerance on genome evolution. PLOS Biology 16(4) : e2004830

Nunney L., 2003. The cost of natural selection revisited. Annales zoologici fennici 40 : 185-194.

Nutman A. P., Bennett V., Friend C., Van Kranendonk M., Chivas A., 2016. Rapid emergence of life shown by discovery of 3,700-million-year-old microbial structures. Nature 537 : 535-538.

Ochman H., Lawrence J.G., Groisman E.A., 2000. Lateral gene transfer and the nature of bacterial innovation. Nature 405(6784) : 299-304.

O'Dor, R. K. & Webber, D. M., 1986. The constraints on cephalopods: Why squid aren't fish. Canadian journal of zoology 64: 1591-1605.

Odum E., 1959. Fundamentals of Ecology. Saunders, Philadelphia.

Ogburn C. E., Carlberg K., Ottinger M. A. et al., 2001. Exceptional cellular resistance to oxidative damage in long-lived birds requires active gene expression. Journal of gerontology A 56 : 468-474.

Ohno S., 1970. Evolution by Gene Duplication. George Allen and Unwin, London.

Ohta T., 1971. Associate overdominance caused by linked detrimental mutations. Genetics research 18 : 277-286.

Ohta T., 1992. The nearly neutral theory of molecular evolution. Annual review of ecology, evolution and systematics 23 : 263-286.

Ohta T. & Gillespie J. H., 1996. Development of neutral and nearly neutral theories. Theoretical population biology 49(2) : 128-142.

Oksanen L., Fretwell S. D., Arruda J., Niemelä P., 1981. Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity. The american naturalist 118 : 240-261.

Oppel, A., 1856-1858. Die Juraformation Englands, Frankreichs und des sudwest Deutschlands. Württembergischen Naturwissenschaftlichen Jahreshefte, vols. 12-14 (1856, 1-438; 1858, 439-694, 695-857). Stuttgart : Elmer und Seubert.

Orgel L. E., 2004. Prebiotic chemistry and the origin of the RNA world. Critical reviews in biochemistry and molecular biology 39 : 99-123.

Orgel L.E., Crick F.H., 1980. Selfish DNA: The ultimate parasite. Nature 284 : 604-607.

Orr H. A., 2000. Adaptation and the cost of complexity. Evolution 54(1) : 13-20.

Orr H. A., 2005. The genetic theory of adaptation: A brief history Nature reviews genetics 6(2) : 119-127.

Orr H. A., 2009. Fitness and its role in evolutionary genetics. Nature reviews genetics 10 : 531-539.

Orzack S. 1985. Population dynamics in variable environments. V. The genetics of homeostasis revisited. The american naturalist, 125(4) : 550-572.

O'Steen S. A., Cullum J., Bennett A. F., 2002. Rapid evolution of escape ability in Trinidadian guppies (*Poecilia reticulata*). Evolution 56 : 776-784.

Otto S. P., 2009. The evolutionary enigma of sex. American naturalist, 174 supplement S1-S14.

Otto S. P., 2017. Evolution of modifier genes and biological systems. In Losos J. B. (ed.). The Princeton Guide to Evolution. Princeton University Press, Princeton : 255-262.

Otto S. P. & Gerstein A., 2008. The evolution of haploidy and diploidy. Current biology 18 : R1121-R1124.

Otto S. P. & Whitton J., 2000. Polyploid incidence and evolution. Annual review genetic 34 :401-437.

Owen R., 1849. On the Nature of Limbs. A Discourse. John van Voorst, London.

Paccalet Y., 2013. L'humanité disparaîtra, bon débarras ! Arthaud, Paris.

Page, K. N., 1996. Mesozoic ammonoids in space and time. In Landman N. H., Tanabe K., Davis R.A. (eds.), Ammonoid Paleobiology. Topics in Geobiology, vol. 13. Pp 755-794, Plenum Press, New York.

Paine R.T., 1966. Food web complexity and species diversity. The american naturalist 100 (910) : 65-75.

Paley W., 1836. Natural Theology or Evidences of the Existence and Attributes of the Deity. American Tract Society, New York.

Palumbi S.R., 1985. Spatial variation in an algal-sponge commensalism and the evolution of ecological interactions. American naturalist 126 : 267-274.

Panhuis T. M., Butlin R., Zuk M., Tregenza T., 2001. Sexual selection and speciation. Trends in ecology and evolution 16 : 364-371.

Papadopulos A., Baker W., Crayn D. et al., 2011. Speciation with gene flow on Lord How Island. PNAS USA, 108 : 13188-13193.

Parsons P. A., 1990. The metabolic cost of multiple environmental stresses: Implications for climatic change and conservation. Trends in Ecology and Evolution 5 : 315-317.

Parsons P. A., 1991. Evolutionary rates: Stress and species boundaries. Annual Review. Ecology and Systematics 22 : 1-18.

Pascal B. 1670. Pensées de Blaise Pascal. Édition de Port-Royal des Champs.

Pascual R. & Ortiz-Jaureguizar E., 1990. Evolving climates and mammal faunas in Cenozoic South America. Journal of Human Evolution 19 : 23-60.

Pascual-Anaya J., D'Aniello S., Kuratani S., Garcia-Fernàndez J., 2013. Evolution of Hox Gene clusters in deuterostomes. BMC Developmental Biology 13 : 26.

Paterson H., 1985. The recognition concept of species. In Vrba E. (ed.). Species and Speciation. Transvaal museum monograph, Pretoria 4 : 21-29.

Paterson H. 2005. The competitive Darwin. In Vrba E., Eldredge N. (eds.), Macroevolution. Essays in honor of Stephen Jay Gould. Supplement to Paleobiology 31(2) : 56-76.

Patterson, C. & Smith, A. B., 1987. Is the periodicity of extinctions a taxonomic artefact ? Nature 330 : 248-251.

Paulus H.F. & Gack C., 1990. Pollinators as prepollinating isolation factors: Evolution and specialization in *Ophrys* (Orchidaceae). Israel journal of botany 39 : 43-79.

Payne, J. L. & Finnegan S., 2007. The effect of geographic range on extinction risk during background and mass extinction. PNAS USA 104 : 10506-10511.

Payne J. L. & Wagner A., 2019. The causes of evolvability and their evolution. Nature reviews genetics 20(1) : 24-38.

Pearson K., 1903. Mathematical contributions to the theory of evolution. XI. On the influence of natural selection on the variability and correlation of organs. Philosophical transactions of the royal society of London A, 200, 1-66.

Pecl, G., 2001. Flexible reproductive strategies in tropical and temperate *Sepioteuthis* squids. Marine biology 138 : 93-101.

Pehr K., Love G., Kuznetsov A., Podkovyrov V., Junium C., Shumlyansyy L., Sokur T., Bekker A., 2018. Ediacara biota flourished in oligotrophic and bacterially dominated marine environments across Baltica. Nature communications 9, 1807 : 1-10. DOI : 10.1038/s 41467-018-04195-8

Pelissié T. & Sigé B., 2006. 30 Millions d'années de biodiversité dynamique dans le paléokarst du Quercy. Strata, Vol. 13.

Peltomaki P. & de la Chapelle A., 1997. Mutations predisposing to hereditary nonpolyposis colorectal cancer. Advances in cancer research 71 : 93-119.

Peña-Villalobos I., Casanova-Maldonado I., Lois P., Palma V., Sabat P., 2020. Costs of explanatory behavior: The energy trade-off hypothesis and the allocation model tested under caloric restriction. Scientific reports https://doi.org/10.1038/s41598-020-61102-2

Pennell M.W. & O'Connor M. I., 2017. A modest proposal for unifying macroevolution and ecosystem ecology. American naturalist, 189(6) https://doi.org/10.1086/691710

Pennell M.W., Harmon L. J. & Uyeda J. C., 2014. Is there room for punctuated equilibrium in macroevolution? Trends in ecology and evolution, 29 (1) : 23-32.

Penny D., 2010. 20 points on the structure and testability of Darwin's theory. Biology international 47(Darwin 200 : Evolution in action) : 11-35.

Peters R.H., 1976. Tautology in evolution and ecology. The American Naturalist, 110 : 1-12.

Peters, R. H., 1983.The Ecological Implications of Body Size. Cambridge University Press, Cambridge.

Pfeiffer T, Schuster S., Bonhoeffer S., 2001. Cooperation and competition in the evolution of ATP-producing pathways. Science 292 : 504-506.

Pfrender M. E. & Lynch M., 2000. Quantitative genetic variation in *Daphnia*: Temporal changes in genetic architecture. Evolution 54(5) : 1502-1509.

Phillimore A., 2017. Geography, range evolution, and speciation. In Losos J. B. (ed.), The Princeton Guide to Evolution. Pp. 506-513, Princeton University Press, Princeton.

Phillips B.L., Brown G.P., Webb J. K., Shine R., 2006. Invasion and the evolution of speed in toads. Nature 439(7078), 803.

Phillips P. C. & Arnold S. J., 1989. Visualizing multivariate selection. Evolution, 43/1209 -1222.

Pianka E.R., 1966. Latitudinal gradients in species diversity: A review of concepts. American naturalist 100 : 33-46.

Pianka E.R., 1970. On r – and K-selection. The American Naturalist 104

(940): 592-597.

Pickett S. T. & Ostfeld R.S., 1995. The shifting paradigm in ecology. In Knight R. & Bates S. (eds.), A New Century for Natural Resources Management. Pp 261-278, Island Press, Washington DC.

Pie M. R. & Caron F. S., 2022. Geographical range overlap networks and the macroecology of species co-occurrence. Plos One https://doi.org/10.1371

Pielou E.C., 1991. After the Ice Age, the return of life to glaciated North America. The University of Chicago Press, Chicago.

Pigliucci M., 2008. Is evolvability evolvable ? Nature reviews genetics 9 : 75-82.

Pigot A. L., Trisos C.H., Tobias J. A., 2016. Functional traits reveal the expansion and packing of ecological niche space underlying an elevational diversity gradient in passerine birds. Proceedings royal society B 283 : 20152013.

Pilbrow V., 2010. Dental and phylogeographic patterns of variation in gorillas. Journal of human evolution 59 (1) : 16-34.

Pimm S. L., 1989. Theories and predicting success and impact of introduced species. In Drake J., Mooney H., Di Castri F., Groves R., Kruger F., Rejmanek M., Williamson M. (eds.), Biological Invasions: A Global Perspective. Pp. 351-367. Wiley, New York.

Podos J., 2001. Correlated evolution of morphology and vocal signal structure in Darwin's finches. Nature, 409 : 185-188.

Podos J., 2010. Acoustic discrimination of sympatric morphs in Darwin's finches: A behavioural mechanism for assortative mating ? Philosophical transactions of the royal society B. Biological sciences 365 : 1031-1039.

Polechová J. & Barton N., 2005. Speciation through competition: A critical review. Evolution 59(6) : 1194-1210.

Pomiankowski A., 1987. The costs of choice in sexual selection. Journal of theoretical biology 128 : 195-218.

Poole A., Penny D., Sjöberg B-M, 2001. Confounded cytosine ! Tinkering and the evolution of DNA. Nature reviews molecular cell biology 2 : 147-151.

Pough F.H., 1989. Organismal performance and Darwinian fitness: Approaches and interpretations. Physiological zoology 62 : 199-236.

Powell J. R., 1997. Progress and prospects in evolutionary biology: The *Drosophila* model. Oxford University Press, New York.

Prentice K. C., Ruta M., Benton M. J., 2011. Evolution of morphological disparity in pterosaurs. Journal of systematic palaeontology 9(3) : 337-353.

Preston F. W., 1962. The canonical distribution of commonness and rarity. Part 1. Ecology 43 : 185-215.

Price T., 2008. Speciation in Birds. Roberts & Company, Greenwood

Village, Colorado.

Price T. D., Qvarnström A., Irwin D. E., 2003. The role of phenotypic plasticity in driving genetic evolution. Proceedings biological sciences 270 (1523) : 1433-1440.

Prigogine I., 1967. An Introduction to the Thermodynamics of Irreversible Processes. Wiley, New York.

Promislow D. & Harvey P., 1990. Living fast and dying young: A comparative-analysis of life-history variation among mammals. Journal of zoology 220(3) : 417- 437.

Promislow D., Montgomerie R., Martin T.E., 1994. Sexual selection and survival in North American waterfowl. Evolution 48 : 2045-2050.

Prothero D. R., 1994. The Eocene-Oligocene Transition – Paradise Lost. Columbia University Press, New York.

Provine W. B., 1971. The Origins of Theoretical Population Genetics. University of Chicago Press, Chicago.

Provine W.B., 1985. The R.A. Fisher-Sewall Wright controversy and its influence upon modern evolutionary biology. In Dawkins R. & Ridley M. (eds.), Oxford surveys in evolutionary biology, Vol. 2. Pp 197-219. Oxford University Press, Oxford.

Provine W.B., 1986. Sewall Wright and Evolutionary Biology. University of Chicago Press, Chicago.

Provine W.B., 1988. Progress in evolution and meaning in life. In Nitecki M. (ed.). Evolutionary Progress. Pp. 49-74. University of Chicago Press, Chicago.

Provine W.B. & Mayr E. (eds.), 1980. The Evolutionary Synthesis: Perspectives on the Unification of Biology. Harvard University Press, Cambridge.

Prud'homme B. & Gompel N., 2010. Genomic hourglass. Nature 468 : 768-769.

Pulliam R.H., 1988. Sources, sinks and population regulation. American naturalist, 132(5) : 652-661.

Quinn J. F. & Dunham A.E. 1983. On hypothesis testing in ecology and evolution. American Naturalist 122 : 602-617.

Rabosky D.L., 2013. Diversity-Dependence ecological speciation, and the role of competition in macroevolution. Annual reviews of ecology, evolution and systematics 44 : 481-502.

Rabosky D.L. & Matute D. R., 2013. Macroevolutionary speciation rates are decoupled from the evolution of intrinsic reproductive isolation in *Drosophila* and birds. PNAS USA 110 : 15354-15359.

Raff R., 1996. The Shape of Life: Genes, Development, and the Evolution

of Animal Form. Chicago University Press, Chicago.

Rage J. C., 1984. La Grande Coupure Éocène-Oligocène et les herpétofaunes (Amphibiens et reptiles) : problèmes du synchronisme des événements paléobiogéographiques. Bulletin de la Société Géologique de France 26 : 1251-1257.

Rage J. C., 1986. The amphibians and reptiles at the Eocene-Oligocene transition in Western Europe: An outline of the faunal alterations. In Pomerol C. & Premoli-Silva I. (eds.), Terminal Eocene Events. Pp 309-310, Elsevier, Amsterdam.

Rage J. C., 1999. Squamates (Reptilia) from the Upper Cretaceous of Laño (Basque Country, Spain). Estudios del Museo Ciencias Naturales de Alava, 14 (Numero especial 1) : 121-133.

Rage J. C. & Augé M. 1993., Squamates from the Cainozoic of the western part of Europe. A review. Revue de Paléobiologie, volume spécial 7 : 199-216.

Rassoulzadegan M., Grandjean V., Gounon P., Vincent S., Gillot I., Cuzin F., 2006. RNA-mediated non-mendelian inheritance of an epigenetic change in the mouse. Nature 441 : 469-474.

Raup, D. M., 1975. Taxonomic survivorship curves and Van Valen's Law. Paleobiology 1 : 82-96.

Raup D. M. , 1991. Extinction. Bad genes or Bad Luck? W. W. Norton & Company, New York.

Raup, D. M., 1994. The role of extinction in evolution. PNAS USA, 91 : 6758-6763.

Raup, D. M., Gould S. J., Schopf T. J. and Simberloff D. 1973. Stochastic models of phylogeny and evolution of diversity. Journal of Geology 81(5) : 525-542.

Ravindran S., 2012. Barbara McClintock and the discovery of jumping genes. PNAS USA 109(50) : 20198-20199.

Read A. F. & Harvey P. H., 1989. Life history differences among the eutherian radiations. Journal of Zoology , London, 219 : 329-353.

Reeve H. K. & Sherman P.W., 1993. Adaptations and the goals of evolutionary research. Quarterly Review Biology 68 : 1-32.

Reif W.E., Junker T., Hoßfeld U., 2000. The synthetic theory of evolution: General problems and the German contribution to the synthesis. Theory in biosciences 119 : 41-91.

Reis M., Vieira C., Lata R., Posnien N., Vieira J., 2018. Origin and consequences of chromosomal inversions in the *virilis* group of *Drosophila*. Genome biology and evolution 10(12) : 3152-3166.

Rejmánek M. & Richardson D. M., 1996. What attributes make some plant

species more invasive ? Ecology 77 : 1655-1661.

Rennie J., 1991. Proofreading genes. Scientific American 264 : 28-32.

Rex M. A., McClain C. R., Johnson N. A., Etter R. J., Allen J. A., Bouchet P., Warén A., 2005. A source-sink hypothesis for abyssal biodiversity. American naturalist 165(2) : 163-178.

Reysenbach A. R. & Shock E., 2002. Merging genomes with geochemistry in hydrothermal ecosystems. Science 296 : 1077-1082.

Reznick D., 2015. Hard and soft selection revisited : How evolution by natural selection works in the real world. Journal of heredity 107 : 3-14.

Reznick D., 2017. Evolution of life histories. In Losos J. B. (ed.). The Princeton Guide to Evolution. Pp 270-277, Princeton University Press, Princeton.

Reznick D.N., Butler M. J., Rodd H., 2001. Life-history evolution in guppies. VII. The comparative ecology of high- and low-predation environments. American Naturalist 157 : 126-140.

Reznick D., Bryant M. J., Bashey F., 2002. R- and K- selection revisited : The role of population regulation in life-history evolution. Ecology 83(6) : 1509-1520.

Rhind N. & Russell P., 2012. Signaling pathways that regulate cell division. Cold spring harbor perspectives in biology. 4(10): a 005942.

Rice W. R., 1984. Disruptive selection on habitat preference and the evolution of reproductive isolation – a simulation study. Evolution 38 : 1251-1260.

Rice W.R., 2002. Experimental tests of the adaptive significance of sexual recombination. Nature reviews genetics 3 : 241-251.

Rice W.R. & Hostert E. E., 1993. Laboratory experiments on speciation – what have we learned in 40 years ? Evolution 47 : 1637-1653.

Richards C.L., Bossdorf O., Pigliucci M., 2010. What role does heritable epigenetic variation play in phenotypic evolution. BioScience 60 : 232-237.

Richardson M.K., 2012. A phylotypic stage for all animals ? Developmental cell 22 : 903-904.

Ricklefs R. E., 2005. Taxon cycles, insights from invasive species. In Sax D., Stachowicz J., Gaines S. (eds), Species Invasions. Pp 165-199, Sinauer Associates, Sunderland, MA.

Ricqlès de A., 1983. Document paléontologique, interprétation des données et mécanique évolutive. Étude d'un cas-type « moyen » : les Captorhinidés (Reptilia, Cotylosauria, Captorhynomorpha). In Chaline J. (ed.), Modalités, Rythmes et Mécanismes de l'Évolution biologique. Pp 201-209, Colloques internationaux du CNRS, 330.

Ridley M. 1993. Evolution. Blackwell Scientific Publications, Hoboken,

New Jersey.

Riedl R., 1978. Order in Living Organisms: A Systems Analysis of Evolution. Wiley, New York.

Rieseberg L.H., 1997. Hybrid origins of plant species. Annual review of ecology and systematic 28 : 359-389.

Rieseberg L.H., 2001. Chromosomal rearrangements and speciation. Trends in ecology and evolution 16 : 351-358.

Rieseberg L.H. & Livingstone K., 2003. Chromosomal speciation in primates. Science 300(5617) : 267-268.

Rieseberg L.H., Wood T.E., Baack E.J., 2006. The nature of plant species. Nature 440 : 524-527.

Ripple W., Wolf C., Newsome T., Galetti M., Alamgir M., Crist E., Mahmoud M., Laurance W., et al., 2017. World scientists' warning to humanity: A second notice. BioScience 67(12) : 1026-1028.

Ritchie M.G., 2007. Sexual selection and speciation. Annual review of ecology, evolution and systematics 38 : 79-102.

Rius M. & Turon X. 2020. Phylogeography and the description of geographic patterns in invasion genomics. Frontiers in ecology and evolution 8: 595711.

Rizzi M., Wittenberg J., Coda A., Fasano M., Ascenzi P., Bolognesi M., 1994. Structure of the sulfide-reactive hemoglobin from the clam *Lucina pectinata* – crystallographic analysis at 1.5-angstrom resolution. Journal of molecular biology 244 : 86-99.

Robertson B. A. & Hutto R. L., 2006. A framework for understanding ecological traps and an evaluation of existing evidence. Ecology 87(5) : 1075-1085.

Robertson B. A., Rehage J. S., Sih A., 2013. Ecological novelty and the emergence of evolutionary traps. Trends in Ecology and Evolution 28(9) : 552-560. DOI :10.1016/j.tree 2013 04 004

Robison B., Seibel B., Drazen J., 2014. Deep-sea octopus (*Graneledone boreopacifica*) conducts the longest-known egg-brooding period of any animal. PloS ONE 9, e103437.

Rodhouse P.G., Pierce G.J., Nichols O. C., Sauer W.H., Arkhipkin A.I., Laptikhovsky V.V., Lipinski M., Ramos J., Gras M., Kidokoro H., 2014. Environmental effects on cephalopod population dynamics: Implications for management of fisheries. Advances in marine biology 67 : 99-233.

Roff D. A., 1992. The evolution of Life Histories: Theory and Analysis. Chapman & Hall, New York.

Roff D. A., 2002. Life History Evolution. Sinauer, Sunderland.

Rohde K., 1992. Latitudinal gradients in species diversity: The search for

the primary cause. Oikos 65 : 514-527.

Rohde K., 2005. Nonequilibrium Ecology. Cambridge University Press, Cambridge.

Rollinson N. & Rowe L., 2015. Persistent directional selection on body size and a resolution to the paradox of stasis. Evolution 69 : 2441-2451.

Rose K.D., 1981. The Clarkfordian Land-Mammal Age and Mammalian Faunal Composition Across the Paleocene-Eocene Boundary. University of Michigan Papers on Paleontology, 26, Ann Arbor, University Michigan : 1-197.

Rose K.D., Chew A. E., Dunn R. H., Kraus M. J., Fricke H. C., Zack S. P., 2012. Earliest Eocene mammalian fauna from the Paleocene-Eocene thermal maximum at Sand Creek Divide, Southern Bighorn Basin, Wyoming. University of Michigan Papers on Paleontology, 36, Ann Arbor, University Michigan : 1-122.

Rosenzweig M. L., 1995. Species Diversity in Space and Time. Cambridge University Press, Cambridge.

Rosser N., Kozak K.M., Phillimore A.B., Mallet J., 2015. Extensive range overlap between heliconiide sister species: Evidence for sympatric speciation in butterflies ? BMC evolutionary biology 15, 125.

Rouget I., Neige P., Dommergues J-L., 2004. L'analyse phylogénétique chez les ammonites : état des lieux et perspectives. Bulletin Société Géologique de France, 175(5) : 507-512.

Roughgarden J., 1979. Theory of Population Genetics and Evolutionary Ecology, an Introduction. MacMillan, New York.

Royan A., Reynolds S., Hannah D., Prudhomme C., Noble D., Sadler J., 2016. Shared environmental responses drive co-occurrence patterns in river bird communities. Ecography 39 : 733-742.

Rueffler C., Van Dooren T. J., Metz J. A., 2004. Adaptive walks on changing landscapes: Levin's approach extended. Theoretical population biology. 65 : 165-178.

Rueffler C., Van Dooren T. J., Leimar O., Abrams P. A., 2006. Disruptive selection and then what ? Trends in Ecology and Evolution 21 : 238-245.

Rundell R. J. & Price T. D., 2009. Adaptive radiation, nonadaptive radiation , ecological speciation and nonecological speciation. Trends in ecology and evolution 24 : 394-399.

Rundle H. D., 2002. A test of ecologically dependent postmating isolation between sympatric sticklebacks. Evolution 56 : 322-329.

Rundle H. D., Nagel L., Boughman J. W., Schluter D., 2000. Natural selection and parallel speciation in sympatric sticklebacks. Science 287 : 306-308.

Ruse L. P., 1995. Chironomid community structure deduced from larvae and pupal exuviae of a chalk stream. Hydrobiologia 315 : 135-142.

Saito M. A., Sigman D. M., Morel F. M., 2003. The bioinorganic chemistry of the ancient ocean: The co-evolution of cyanobacterial metal requirements and biogeochemical cycles at the Archean-Proterozoic boundary ? Inorganica chimica acta 356 : 308-318.

Sandoval C. P. & Nosil P., 2005. Counteracting selective regimes and host preference evolution in ecotypes of two species of walking-sticks. Evolution 59 : 2405-2413.

Sanson G. D., 1980. The morphology and occlusion of the molariform cheek teeth in some Macropodinae (Marsupialia, Macropodidae). Australian journal of zoology 28 : 341-365.

Santucci-Darmanin S. & Paquis-Flucklinger V., 2003. Les homologues de MutS et de MutL au cours de la méiose chez les mammifères. Médecine/ sciences 19(1) : 85-91.

Savolainen V., Anstett M.C., Lexer C., et al., 2006. Sympatric speciation in palms on an oceanic island. Nature 441 : 210-213.

Sax D. F., Brown J. H., White E. P. and Gaines S. D., 2005. The dynamics of species invasions. In Sax D., Stachowicz J., Gaines S. (eds), Species Invasions. Pp 447 - 465, Sinauer Associates, Sunderland, MA.

Schaum C. E. & Collins S., 2014. Plasticity predicts evolution in a marine alga. Proceedings of the royal society B. Biological sciences 281 : 20141486.

Scheffer M., Rinaldi S., Huisman J., Weissing F., 2003. Why plankton communities have no equilibrium solutions to the paradox. Hydrobiologia 491 : 9-18.

Schemske D. W., 2009. Biotic interactions and speciation in the tropics. In Butlin R. K., Bridle J. R., Schluter D. (eds.), Speciation and Patterns of Diversity. Cambridge University Press, Cambridge.

Schindewolf O. H., 1950. Grunfragen der Paläontologie; Geologische Zeitmessung. E. Schweizerbart, Stuttgart.

Schindewolf O. H., 1993. Basic Questions in Paleontology: Geologic Time, Organic Evolution, and Biological Systematics. University of Chicago Press, Chicago.

Schliewen U., Rassmann K., Markmann M., Markert J., Kocher T., Tautz D., 2001. Genetic and ecological divergence of a monophyletic cichlid species pair under fully sympatric conditions in Lake Ejagham, Cameroon. Molecular Ecology 10 : 1471-1488.

Schliewen U., Kocher T. D., McKaye K.R., Seehausen O., Tautz D., 2006. Evolutionary biology – Evidence for sympatric speciation ? Nature 444 : E126E13.

Schluter D. M., 1988. Estimating the form of natural selection on a quantitative trait. Evolution 42 : 849-861.

Schluter D. M., 1996. Ecological causes of adaptive radiation. American naturalist 148 : S40-S64.

Schluter D. M., 1998. Ecological causes of speciation. In Howard D. J. & Berlocher S. H. (eds.). Endless Forms: Species and Speciation. Pp 114-129. Oxford University Press, Oxford.

Schluter D. 2000. The Ecology of Adaptive Radiation. Oxford Series in Ecology and Evolution, Oxford University Press, Oxford.

Schluter D. M. & Nagel L.M., 1995. Parallel speciation by natural selection. American naturalist 146 : 292-301.

Schluter D. M., Price T. D., Rowe L., 1991. Conflicting selection pressures and life history trade-offs. Proceedings of the royal society B. Biological sciences 246 : 11-17.

Schmidt-Nielsen K., 1984. Scaling : Why is Animal Size so Important ? Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Schneider C. J., 1996. Distinguishing between primary and secondary intergradation among morphologically differentiated populations of *Anolis marmoratus*. Molecular ecology 5 : 239-249.

Schneider E. D., 1988. Thermodynamics, information, and evolution: New perspectives on physical and biological evolution. In Weber B., Depew D., Smith J. (eds.). Entropy, Information, and Evolution: New Perspectives on Physical and Biological Evolution. Pp. 108-138. MIT Press, Boston.

Schneider E. D. & Kay J. J., 1995. Order from disorder: The thermodynamics of complexity in biology. In Murphy M., O'Neill L. (eds.), What is Life: The Next Fifty Years. Reflections on the Future of Biology. Pp 161-172. Cambridge University Press, Cambridge.

Schoener T.W., 1975. Presence and absence of habitat shift in some widespread lizard species. Ecological monographs 45 : 233-258.

Schopf W. J., 1993. Microfossils of the early Archaean apex chert: New evidence of the antiquity of life. Science 260 : 640-646.

Schopf W. J. (ed.), 2002. Life's Origin: the Beginnings of Biological Evolution. University of California Press, Berkeley, California.

Schrödinger E., 1944. What is Life ? Cambridge University Press, Cambridge.

Schuster P., 2003. Molecular insights into evolution of phenotypes. In Crutchfield J.P. & Schuster P. (eds.), Evolutionary Dynamics: Exploring the Interplay of Selection, Accident, Neutrality, and Function. Pp 163-215, Oxford University Press, Oxford.

Schuster P., Fontana W., Stadler P., Hofacker I., 1994. From sequences to

shapes and back – a case study in RNA secondary structures. Proceedings of the royal society of London, series B 255 : 279-284.

Schwander T. & Crespi B.J., 2009. Twigs on the tree of life ? Neutral and selective models for integrating macroevolutionary patterns with microevolutionary processes in the analysis of asexuality. Molecular ecology 18 : 28-42.

Schwarzkopf L., 1994. Measuring trade-offs ; a review of studies of costs of reproduction in lizards. In Vitt L. J. & Pianka E. (eds.), Lizard Ecology. Pp 7-29. Princeton University Press, Princeton, N.J.

Schwenk K. 2000. Feeding in Lepidosaurs. In Schwenk K. (ed.), Feeding, Form, Function and Evolution in Tetrapod Vertebrates. Pp 175-291, Academic Press, Cambridge, MA.

Scotese C. R. (2004) Cenozoic and Mesozoic paleogeography: Changing terrestrial biogeographic pathways. In Lomolino MV, Heaney LR (eds), Frontiers of Biogeography. Pp 9-26, Sinauer, Sunderland.

Scott W. B., 1913. A History of Land Mammals in the Western Hemisphere. MacMillan, New York.

Seed R. & Suchanek T. H., 1992. Population and community ecology of *Mytilus*. In Gosling E. (ed.), The Mussel *Mytilus*, ecology, physiology, genetics and culture. Pp 87-169, Elsevier, Amsterdam.

Seehausen O., van Alphen J. M., Witte F., 1997. Cichlid fish diversity threatened by eutrophication that curbs sexual selection. Science 277 : 1808-1811.

Seehausen O., Butlin R. K., Keller I. et al. 2014. Genomics and the origin of species. Nature reviews genetics 15 : 176-192.

Seger J. & Stubblefield J. W., 1996. Optimization and adaptation. In Rose M. R. & Lauder G. V. (eds.). Adaptation. Pp 93-123, Academic Press, San Diego.

Seilacher A., 1988. Why are nautiloid and ammonoid sutures so different ? Neues jahrbuch für geologie und paläontologie abhandlungen 177 : 41-69.

Seilacher A., 1992. Vendobionta and Psammocorallia: Lost constructions of Precambrian evolution. Journal of the geological society, London 149(4) : 607-613.

Selden P. & Read H., 2008. The oldest land animals: Silurian Millipedes from Scotland. Bulletin of the British Myriapod & Isopod group, 23 : 36-37.

Selmecki A. M., Dulmage K., Cowen L. E., Anderson J. B., Berman J., 2009. Acquisition of aneuploidy provides increased fitness during the evolution of antifungal drug resistance. PLOS Genetics 5 : e1000705. doi : 10.1371

Sepkoski J.J., 1978. A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity I.

Analysis of marine orders. Paleobiology 4 : 223-251.

Sepkoski J.J., 1984. A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity III. Post-Paleozoic families and mass extinctions. Paleobiology, 10 : 246-267.

Sepkoski, J.J., 1996. Competition in macroevolution: The double wedge revisited. In: Jablonski, D.; Erwin, D. & Lipps, J. (eds.), Evolutionary Paleobiology. Pp 211-255 University of Chicago Press, Chicago.

Sepkoski J., 1997. Biodiversity: Past, present, and future. Journal of paleontology 71(4) : 533-539.

Serrelli E., 2015. Visualizing Macroevolution : from adaptive landscapes to compositions of multiple spaces. In Serelli E. & Gontier N. (eds.), Macroevolution. Interdisciplinary Evolution Research 2, Pp 113-162, Springer, Berlin.

Serrelli E. & Tëmkin I., 2016. Ecology and evolution: Neither separate nor merged. In Eldredge N., Pievani T., Serrelli E., Tëmkin I. (eds.), Evolutionary Theory, a Hierarchical Perspective. Pp 227-238, The University of Chicago Press, Chicago.

Servedio M., Van Doorn S., Kopp M., Frame A., Nosil P., 2011. Magic traits: Magic but not rare ? Trends in ecology and evolution 26(8) : 389-397.

Shafer A.B. & Wolf J. B., 2013. Widespread evidence for incipient ecological speciation: A meta-analysis of isolation by ecology. Ecology letters 16 : 940-950.

Shanahan T., 2000. Evolutionary progress ? BioScience, 50(5) : 451-459.

Shapiro J. A., 2006. Genome informatics: The role of DNA in cellular computations. Biological theory 1 : 288-301.

Shapiro J. A., 2011. Evolution, a View from the 21st Century. FT Press Science, New Jersey.

Shapiro B.J. & Polz M. F., 2014. Ordering microbial diversity into ecologically and genetically cohesive units. Trends in Microbiology, 22 : 235-247.

Shaw D. D., Coates D. J., Wilkinson P., 1986. Estimating the genic and chromosomal components of reproductive isolation within and between subspecies of the grasshopper *Caledia captiva*. Canadian journal of genetics and cytology 28 : 686-695.

Sheehan, P. M., Coorough, P. J., Fastovsky D. E., 1996. Biotic selectivity during the K/T and Late Ordovician extinction events. In Ryder G. et al. (eds.), The Cretaceous – Tertiary Event and other Catastrophes in Earth History. Pp 477-489, Geological Society of America Special Paper 307. doi: 10.1130/0-8137-2307-8.477.

Sheppard R., Barraclough T. G., Jansen V. A., 2021. The evolution of plasmid transfer rate in bacteria and its effect on plasmid persistence.

American Naturalist 198(4) : 473-488.

Sheridan P.P., Freeman K. H., Brenchley J. E., 2003. Estimated minimal divergence times of the major bacterial and archaeal phyla. Geomicrobiology Journal 20: 1-14.

Shevyrev A. A., 2005. Heteromorph ammonoids of the Triassic: A review. Paleontological Journal 39(5) : 614-628.

Shields W. M., 1982. Philopatry, inbreeding, and the evolution of sex. State University of New York Press, Albany, New York.

Shimkets L. J., 1990.Social and developmental biology of the myxobacteria. Microbiology and molecular biology reviews 54(4) : 473-501.

Shubin N., Tabin C., Carroll S., 1997. Fossils, genes and the evolution of animal limbs. Nature 388 : 639-648.

Shubin N., Tabin C., Carroll S., 2009. Deep homology and the origins of evolutionary novelty. Nature 457(7231) : 818-823.

Sibly R. M., Grady J. M., Venditti C., Brown J. H., 2014. How body mass and lifestyle affect juvenile biomass production in placental mammals. Proceedings of the royal society B 281 : 20132818 http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2013.2818

Silvertown J., 2008. Demons in Eden. The paradox of Plant Diversity. University of Chicago Press, Chicago.

Simberloff D. S., 1974. Permo-Triassic extinctions: Effects of area on biotic equilibrium. Journal of Geology 82 : 267-274.

Šimková A. & Rohde K., 2013. Community stability and instability in ectoparasites of marine and freshwater fish. In Rodhe K. (ed.), The Balance of Nature and Human Impact. Pp 75-87. Cambridge University Press, Cambridge.

Simons A. M., 2002. The continuity of microevolution and macroevolution. Journal Evolutionary Biology, 15: 688-701.

Simpson G. G., 1944. Tempo and Mode in Evolution. Columbia University Press, New York.

Simpson G. G., 1951. The species concept. Evolution 5 : 285-298.

Simpson G. G., 1953. The Major Features of Evolution. Columbia University Press, New York.

Simpson G. G., 1961. Principles of Animal Taxonomy. Columbia University Press, New York.

Simpson G. G., 1980. Splendid Isolation. The Curious History of South American Mammals. Yale University Press, New Haven, CT.

Simpson C., 2011. How many levels are there ? How insights from evolutionary transitions in individuality help measure the hierarchical complexity of life. In Calcott B., Sterelny K. (eds). The major transitions in

evolution revisited. Pp199-225. MIT Press, Cambridge.

Skeels A. & Cardillo M., 2019. Reconstructing the geography of speciation from contemporary biodiversity data. American naturalist 193 : 240-255.

Skellam J.G., 1951. Random dispersal in theoretical populations. Biometrika 38 : 196-218.

Skipper R. A., 2002. The persistence of the R.A. Fisher-Sewall Wright controversy. Biology and philosophy, 17 : 341-367.

Slatkin M., 1991. Inbreeding coefficients and coalescence times. Genetical research 58 : 167-175.

Smith A. B., 2001. Large-scale heterogeneity of the fossil record: Implications for Phanerozoic biodiversity studies. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B, 356: 351-367.

Smith E. & Morowitz H.J., 2004. Universality in intermediary metabolism. PNAS USA 101 : 13168-13173.

Smith E. & Morowitz H.J., 2016. The Origin and Nature of Life on Earth. Cambridge University Press, Cambridge.

Smith J. M., 1978. The evolution of sex. Cambridge University Press, Cambridge.

Smith J. M., 1989. Evolution. Generating novelty by symbiosis. Nature 341 : 284-285.

Smith K. T., 2009. Eocene lizards of the clade *Geiseltaliellus* from Messel and Geiseltal, Germany, and the early radiation of Iguanidae (Reptilia: Squamata). Bulletin of the Peabody Museum of Natural History 50(2): 219-306.

Smith K. T., 2011. The long-term history of dispersal among lizards in the early Eocene: New evidence from a microvertebrate assemblage in the Bighorn Basin of Wyoming, USA. Palaeontology 54 : 1243-1270.

Smith K. T. & Gauthier J. A., 2013. Early Eocene Lizards of the Wasatch Formation near Bitter Creek, Wyoming: Diversity and Paleoenvironment during an Interval of Global Warming. Bulletin of the Peabody Museum of Natural History 54(2):135–230.

Smith K.T., Černaňský A., Scanferia A., Schaal S., 2018. Lizards and snakes-warmth-loving sunbathers. In Smith K. T., Schaal S.F., Habersetzer J. (eds.), Messel – An Ancient Greenhouse Ecosystem. Pp 123-147, Senckenberg publication, Frankfurt.

Smith K. T., Schaal S.F., Habersetzer J. (eds.), 2018. Messel – An Ancient Greenhouse Ecosystem. Senckenberg publication, Frankfurt.

Smith T. & Smith R., 1996. Synthèse des données actuelles sur les vertébrés de la transition Paléocène-Éocène de Dormaal (Belgique). Bulletin

Société belge de Géologie, 104 : 119-131.

Smith T., Rose K.D., Gingerich P.D., 2006. Rapid Asia-Europe-North America geographic dispersal of earliest Eocene primate *Teilhardina* during the Paleocene-Eocene Thermal Maximum. PNAS USA 103 : 11223-11227.

Smith T., Quesnel F., De Plöeg G., De Franceschi D., Métais G, De Bast E., Solé F., Folie A., Boura A., Claude C., Dupuis C., Gagnaison C., Iakovleva A., Martin J., Maubert F., Prieur J., Roche E., Storme J-Y., Thomas R., Tong H., Yans J., Buffetaut E. 2014. First Clarkforkian equivalent land mammal age in the latest Paleocene Basal Sparnacian Facies of Europe: Fauna, flora, paleoenvironment and (Bio)stratigraphy. Plos One 9 (1) : 1-19.

Smith T. B., Wayne R. K., Girman D. J., Bruford M.W., 1997. A role for ecotones in generating rainforest biodiversity. Science 276 : 1855-1857.

Smocovitis V.B., 1996. Unifying Biology. Princeton University Press, Princeton Sober E., 1984. The Nature of Selection. The MIT Press, Cambridge, MA.

Solé R.V. & Bascompte J., 2006. Self-organization in Complex Ecosystems. Princeton University Press, Princeton.

Solé F., Gheerbrant E. & Godinot M., 2013. The Sinopaninae and Arfianinae (Hyaenodontida, Mammalia) from the Early Eocene of Europe and Asia; evidence for dispersals in Laurasia around the P/E boundary and for an unnoticed faunal turnover in Europe. Geobios 46: 313-327.

Solé F., Falconnet J. & Yves L., 2014. New proviverrines (Hyaenodontida) from the early Eocene of Europe; phylogeny and ecological evolution of the Proviverrinae. Zoological journal of the Linnean Society, 171: 878-917.

Song C., Barabás G., Saavedra S., 2019. On the consequences of the interdependence of stabilizing and equalizing mechanisms. The american naturalist 194(5) : 627-639.

Soulé M. E. (ed.), 1987. Viable populations for Conservation. Cambridge University Press, Cambridge Souter P., 2010. Hidden genetic diversity in a key model species of coral. Marine Biology 157 : 875-885.

Speakman J. R., 2005. Review. Body size, energy metabolim and lifespan. The Journal of Experimental Biology 208 : 1717-1730.

Sperling E.A., Frieder C. A., Raman A., Girguis P., Levin L., Knoll A., 2013. Oxygen, ecology, and the Cambrian radiation of animals. PNAS USA 110 : 13446-13451.

Spicer J. L. & Gaston K.J., 1999. Physiological diversity and its ecological implications. Blackwell Science, Oxford.

Sprigg R. C., 1947. Early Cambrian jellyfishes of Ediacara South Australia and Mount John Kimberly District, Western Australia. Transactions of the royal society of South Australia 73 : 72-99.

Stanley S. M., 1973. An explanation for Cope's rule. Evolution, 27(1) : 1-25.

Stanley S. M., 1975. A theory of evolution above the species level. PNAS USA, 72 : 646-650.

Stanley S. M., 1979. Macroevolution: Pattern and Process. Freeman and Cie ed., San Francisco.

Stearns S. C., 1976. Life-history tactics: A review of the ideas. The Quarterly Review of Biology 51(1): 3-47.

Stearns S. C., 1977. The evolution of life history traits: A critique of the theory and a review of the data. Annual Review Ecology and Systematics 8 : 145-171.

Stearns S. C., 1984. The effects of size and phylogeny on patterns of covariation in the life history traits of lizards and snakes. American Naturalist 123 : 56-72.

Stearns S. C., 1992. The Evolution of Life Histories. Oxford University Press, Oxford.

Stearns S. C., 2017. Natural selection, adaptation, and fitness: Overview. In Losos J. B. (ed.) The Princeton Guide to Evolution. Princeton University Press, Princeton.

Stearns S. C. & Sage R. D., 1980. Maladaptation in a marginal population of the mosquito fish, *Gambusia affinis*. Evolution 34 : 65-75.

Stebbins G. L., 1950. Variation and Evolution in Plants. Columbia University Press. New York.

Stebbins G. L., 1974. Flowering plants: Evolution above the species level. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge MA.

Stebbins G. L. & Ayala F. J., 1981. Is a new evolutionary synthesis necessary? Science, 213 : 967-971.

Steens J. & Klein D., 2022. Hox genes in stem cells: Maintaining cellular identity and regulation of differentiation. Frontiers in cell and developmental biology. 10:1002909. Doi : 10.3389/fcell2022.1002909

Stehlin H. G., 1909. Remarques sur les faunules de mammifères des couches Éocènes et Oligocènes du Bassin de Paris. Bulletin de la société géologique de France 4(9) : 488-520.

Strauss S. Y., 2017. Adaptation to the biotic environment. In Losos J. B. (ed.), The Princeton Guide to Evolution. Pp 300-305, Princeton University Press, Princeton.

Strotz L. C., Saupe E.E., Kimming J., Lieberman P.S., 2018. Metabolic rates, climate and macroevolution: A case study using Neogene molluscs. Proceedings royal society B 285: 20181292. http.//dx: doi.org/10.1098/rspb. 2018. 1292

Strotz L. C., Simões M., Girard M.G., Breitkreuz L., Kimmig J., Lieberman B.S., 2018. Getting somewhere with the Red Queen: Chasing a biologically modern definition of the hypothesis. Biology letters 14: 20170734. http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2017.0734

Su J-H., Zheng P., Kinrot S.S., Bintu B., Zhuang X., 2020. Genome-Scale imaging of the 3D organization and transcriptional activity of chromatin. Cell 182(6) : 1641-1659.

Sulloway F., 1979. Geographic isolation in Darwin's thinking: The vicissitudes of a crucial idea. Studies in history of biology 3 : 23-65.

Sumner F. B., 1932. Genetic, distributional, and evolutionary studies of the subspecies of Deer Mice (*Peromyscus*). Martinus Nijhoff Publishers, Leiden.

Suomalainen E., 1950. Parthenogenesis in animals. Advances in genetics 3 : 193-253.

Svensson E.I., 2012. Non-ecological speciation, niche conservatism and thermal adaptation : How are they connected ? Organisms diversity and evolution 12 : 229-240.

Svensson E.I. & Connallon T., 2019. How frequency-dependent selection affects population fitness, maladaptation and evolutionary rescue. Evolutionary applications 12(7) : 1243-1258.

Taylor E. W., 1998. Gills of water-breathers: Structures with multiple functions. In Weibel E.R., Taylor C. R., Bolis L. (eds.), Principles of Animal Design. Pp 186-194. Cambridge University Press, Cambridge.

Taylor E. B. & McPhail J. D., 2000. Historical contingency and ecological determinism interact to prime speciation in sticklebacks *Gasterosteus*. Proceedings of the royal society of London B-Biological sciences 267 : 2375-2384.

Taylor J. S. & Raes J., 2004. Duplication and divergence: The evolution of new genes and old ideas. Annual review of genetics 38 : 615-643.

Taylor G. K. & Thomas A. L., 2014. Evolutionary Biomechanics. Oxford Series in Ecology and Evolution, Oxford University Press, Oxford.

Teichmann S. A. & Babu M.M., 2004. Gene regulatory network growth by duplication. Nature genetics 36 : 492-496.

Teissier G., 1954. Conditions d'équilibre d'un couple d'allèles et supériorité des hétérozygotes. Comptes rendus de l'académie des sciences. 238 : 621-623.

Temin H., 1972. RNA-directed DNA synthesis. Scientific american 226 : 24-33.

Temin H. & Mizutani S., 1970. RNA-dependent DNA polymerase in virions of Rous sarcoma virus. Nature 226 : 1211-1213.

Tëmkin I. & Eldredge N., 2015. Networks and hierarchies: Approaching

complexity in evolutionary theory. In Serelli E. & Gontier N. (eds.), Macroevolution. Interdisciplinary Evolution Research 2. Pp 183-226, Springer, Heidelberg.

Templeton A. R., 1989. The meaning of species and speciation: A genetic perspective. In Otte D. & Endler J. A. (eds.). Speciation and its Consequences. Pp 3-27, Sinauer Associates, Sunderland.

Templeton A. R., 1998. The role of molecular genetics in speciation studies. In DeSalle R. & Schierwater B. (eds.), Molecular Approaches to Ecology and Evolution. Pp 131-156, Birkhäuser Verlag, Basel.

Thomas-Chollier M., Ledent V., Leyns L., Vervoort M., 2010. A non-tree based comprehensive study of metazoan Hox and ParaHox genes prompts new insights into their origin and evolution. BMC evolutionary biology 10, 73.

Thompson J. N., 1999. The raw material for coevolution. Oikos 84 : 5-16.

Thompson J. N., 2005. The Geographic Mosaic of Coevolution. University of Chicago Press, Chicago.

Thompson J. N., 2013. Relentless Evolution. University of Chicago Press, Chicago.

Thorpe R.S. & Richard M., 2001. Evidence that ultraviolet markings are associated with patterns of molecular gene flow. PNAS USA 98 : 3929-3934.

Thurley D.C., 1984. The pathogenesis of excessive wear in the deciduous teeth of sheep. New Zealand veterinary journal 32: 25-29.

Tilman D., 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. Ecology 75 : 2-16.

Tilman D., 2000. Causes, consequences and ethics of biodiversity. Nature 405 : 208-211.

Tilman D., May R. M., Lehman C. L. & Nowak M. A., 1996. Habitat destruction and the extinction debt. Nature, 371 : 65-66.

Tilquin A. & Kokko H. 2016. What does the geography of parthenogenesis teach us about sex ? Philosophical transactions of the royal society London B: Biological sciences 371(1706) : 20150538 doi : 10.1098/rstb2015.0538

Toju H. & Sota T., 2009. Do arms races punctuate evolutionary stasis ? Unified insights from phylogeny, phylogeography and microevolutionary processes. Molecular ecology 18 : 3940-3954.

Tortosa P. & Dubnau D., 1999. Competence for transformation: A matter of taste. Current opinion in microbiology 2(6) : 588-592.

Tozer E.T., 1982. Marine Triassic faunas of North America: Their significance for assessing, plate and terrane movements. Geologische rundschau 71: 1077-1104.

Travis J., 1994. Evolution in the Sailfin Molly: The interplay of life-history

variation and sexual selection. In Real L.A. (ed.), Ecological Genetics. Pp 205-232. Princeton University Press, Princeton.

Travis J., 1996. The significance of geographical variation in species interactions. The american naturalist 148 : S1-S8

Trexler J. C., 1985. Variation in the extent of viviparity in the sailfin molly, *Poecilia latipinna*. Copeia 1985 : 999-1004.

Trexler J. C., 1988. Hierarchical organization of genetic variation in the sailfin molly, *Poecilia latipinna* (Pisces, Poeciliidae). Evolution 42 : 1006-1017.

Triantaphyllidis G. V., Abatzopoulos T. J., Sorgeloos P., 1998. Review of the biogeography of the genus *Artemia* (Crustacea, Anostraca). Journal of biogeography 25 : 213-226.

Tunner H. G. & Nopp H., 1979. Heterosis in the common European water frog. Naturwissenschaften 66 : 268-269.

Turelli M., 1984. Heritable genetic variation via mutation-selection balance : Lerch's zeta meets the abdominal bristle. Theoretical population biology 25 : 138-193.

Tzedakis P. C., 2009. Museums and cradles of Mediterranean biodiversity. Journal of biogeography 36 : 1033-1034.

Ulanowicz S., Goerner J., Lietaer B., Gomez R., 2009. Quantifying sustainability: Resilience, efficiency and the return of information theory. Ecological complexity 6 : 27-36.

Umen J.G., 2020. Volvox and volvocine algae. Umen *EvoDevo* BMC 11 : 13.

Ungerer M. J., Ayres M., Lombardero M. J., 1999. Climate and the northern distribution limits of *Dendroctonus frontalis* Zimmermann (Coleoptera: Scolytidae). Journal of biogeography, 26: 1133-1145.

Vakhrusheva O., Mnatsakanova E., Galimov Y., Neretina T. et al., 2020. Genomic signatures of recombinaison in a natural population of the bdelloid rotifer *Adineta vaga*. Nature communications 11, 6421 : 1-17.

Valentine, J. W., 1968. The evolution of ecological units above the population level. Journal of paleontology, 42: 253-267.

Valentine, J. W., 1973. Evolutionary Paleoecology of the Marine Biosphere. Prentice-Hall, New Jersey.

Valentine J. W., 2004. On the Origin of Phyla. University of Chicago Press. Chicago.

Valentine J. W. & Moores E.M., 1970. Plate-tectonic regulation of faunal diversity and sea level: A model. Nature 228 : 657-659.

Valentine J. W., Collins A. G., Meyer C. P., 1994. Morphological complexity increases in metazoans. Paleobiology 20(2) : 131-142.

Vance R.R., 1980. The effect of dispersal on population size in a temporally varying environment. Theoretical population biology 18 : 342-362.

Van der Kool C. J., Matthey-Doret C., Schwander T., 2018. Evolution and comparative ecology of parthenogenesis in haplodiploid arthropods. Evolution letters 1 : 304-316.

Vannier J., 2022. Les premiers écosystèmes complexes. Encyclopédie de l'environnement (en ligne ISSN 2555-0950) https://www : encyclopedie-environnement.org/vivant/premiers-ecosystèmes-complexe/.

Van Oosterzee, P., 1997. Where Worlds Collide. The Wallace Line. Cornell University Press, Ithaca.

Van't Hof A. E., Campagne P., Rigden D. J., Yung C. J., Lingley J., Quail M. A., Hall N., Darby A. C., Saccheri I. L., 2016. The industrial melanism mutation in British peppered moth is a transposable element. Nature 534 : 102-105.

Van Valen L.M., 1973. A new evolutionary law. Evolutionary Theory 1: 1-30.

Van Valen L.M., 1989. Three paradigms of evolution. Evolutionary theory 9 : 1-17.

Vasas V., Szathmary E., Santos M., 2010. Lack of evolvability in self-substaining autocatalytic networks: A constraint on metabolism-first path to the origin of life. PNAS USA 107 : 1470-1475.

Vasseur D. A., Amarasekare P., Rudolf V.H., Levine J. M., 2011. Eco-evolutionary dynamics enable coexistence via neighbor-dependent selection. American naturalist 178: E96-E109.

Vergara D., Lively C. M., King K. C., Jokela J., 2013. The geographic mosaic of sex and infection in lake populations of a New Zealand snail at multiple spatial scales. The american naturalist, 182(4) : 484-493.

Vermeij G.J., 1987. Evolution and Escalation: An Ecological History of Life. Princeton University Press, Princeton.

Vermeij G.J., 1999. Inequality and the Directionality of History. American naturalist, 153(3): 243-253.

Vermeij G.J., 2004a. Ecological avalanches and the two kinds of extinction. Evolutionary ecology research 6 : 315-337.

Vermeij G.J., 2004b. Nature and Economic History. Princeton University Press, Princeton.

Vermeij G.J., 2005. Invasions as expectation. In Sax D., Stachowicz J. J., Gaines S. D. (eds.) Species Invasions. Pp. 315-339. Sinauer Associates, Sunderland MA.

Vermeij G.J. & Dietl G.P., 2006. Majority rule: Adaptation and the long-term dynamics of species. Paleobiology, 32(2): 173-178.

Via S., 1984. The quantitative genetics of polyphagy in an insect herbivore. 1 genotype-environment interaction in larval performance on different host-plant species. Evolution 38 : 881-895.

Via S., 1991. The genetic structure of host plant adaptation in a spatial patchwork – demographic variability among reciprocally transplanted clones. Evolution 45 : 827-852.

Via S., 1994. Population structure and local adaptation in a clonal herbivore. In Real L.A. (ed.), Ecological Genetics. Pp 58-85, Princeton University Press, Princeton.

Via S., 2009. Natural selection in action during speciation. PNAS USA 106 (suppl. 1) : 9939-9946.

Villanueva R., 1992. Continuous spawning in the cirrate octopods *Opisthoteuthis agassizii* and *O. vossi* : Features of sexual maturation defining a reproductive strategy in cephalopods. Marine Biology 114 : 265-275.

Villemereuil de P., Charmantier A., Arlt, D., Chevin L. M., et al., 2020. Fluctuating optimum and temporally variable selection on breeding date in birds and mammals. PNAS USA 117(50) : 31969-31978.

Vincent M.D., 2010. The animal within: Carcinogenesis and the clonal evolution of cancer cells are speciation events sensu stricto. Evolution 64 : 1173-1183.

DeVisser J. & Elena S.F., 2007. The evolution of sex: Empirical insights into the roles of epistasis and drift. Nature Reviews genetics 8 : 139-149.

Vitt L. J. & Congdon J. D., 1978. Body shape, reproductive effort, and relative clutch mass in lizards: Resolution of a paradox. American Naturalist 112: 595-608.

Voje K.L., Holen Ø.H., Liow L.H., Stenseth N.C., 2015. The role of biotic forces in driving macroevolution: Beyond the Red Queen. Proceedings Royal Society B 282 :

20150186.http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2015.0186

Volff J.N. & Schartl M., 2003. Evolution of signal transduction by gene and genome duplication in fish. Journal of structural and functional genomics 3 : 139-150.

Vollmer S. V. & Palumbi S., 2002. Hybridization and the evolution of reef coral diversity Science 296 : 2023-2025.

Von Bertalanffy L., 1952. Problems of Life. Watts and Co, London.

Vonlanthen P., Bittner D., Hudson A. G., Young K. A., Müller R., Lundsgaard-Hansen B., Roy D., Di Piazza S., Largiader C. R., Seehausen O., 2012. Eutrophication causes speciation reversal in whitefish adaptive radiations. Nature 482 : 357-362.

Vrba E.S., 1984. What is species selection ? Systematic Zoology 33 :

318-328.

Vrba E.S., 1989. Levels of selection and sorting with special reference to the species level. Oxford surveys in evolutionary biology 6 : 111-168.

Vrba E.S., 1993. Turnover-Pulses, the Red Queen, and related topics. American journal of science, 293A: 418-452.

Vuilleumier B.S., 1971. Pleistocene changes in the fauna and flora of South America. Science 173. 3999) : 771-780.

Vulic M., Dionisio F., Taddei F., Radman M., 1997. Molecular keys to speciation : DNA polymorphism and the control of genetic exchange in enterobacteria. PNAS USA 94: 9763-9767.

Wächtershäuser G., 1988. Before enzymes and templates: Theory of surface metabolism. Microbiological reviews 52 : 452-484.

Wächtershäuser G., 1990. Evolution of the first metabolic cycles. PNAS USA 87(1) : 200-204.

Wada Y. & Kobayashi T., 1995. On an iteroparity of the oval squid *Sepioteuthis lessoniana*. Nippon Suisan Gakkaishi 61: 151-158.

Waddington C. H., 1942. The epigenotype. Endeavour 1 : 18-20.

Waddington C. H., 1957. The strategy of the Genes. George Allen & Unwin, London.

Wade M. J., 1985. Soft selection, hard selection, kin selection, and group selection. American naturalist 125 : 61-73.

Wade M. J. & Goodnight C. J., 1998. Perspective : The theories of Fisher and Wright in the context of metapopulations: When nature does many small experiments. Evolution 52 : 1537-1548.

Wagner A., 2005. Robustness and Evolvability in Living Systems. Princeton University Press, New York.

Wagner A., 2011. The Origin of Evolutionary Innovations. Oxford University Press, Oxford.

Wagner G. P. (ed.), 2001. The Character Concept in Evolutionary Biology. Academic Press, San Diego, California.

Wagner G. P., 2014. Homology, Genes, and Evolutionary Innovation. Princeton University Press, New Jersey.

Wagner G. P. & Laubichler M.D., 2000. Character identification: The role of the organism. Theory in biosciences 119 : 20-40.

Wagner G.P., Amemiya C., Ruddle F., 2003. Hox cluster duplications and the opportunity for evolutionary novelties. PNAS USA, 100(25) : 14603-14606.

Wagner M., 1889. Die Entstehung der Arten durch räumliche Sonderung. Benno Schwalbe, Basel.

Wainwright P. C., 2007. Functional versus morphological diversity in

macroevolution. Annual review of ecology and systematics 38 : 381- 401.

Wainwright P. C., 2017. Evolution of form and function. In Losos J. B. (ed.) Evolution. Pp 278-283, Princeton University Press, Princeton.

Wajcman H., Kiger L., Marden M.C., 2009. Structure and function evolution in the superfamily of globins. Comptes rendus biologies 332 : 273-282.

Wake D. B., 2006. Problems with species: Patterns and processes of species formation in salamanders. Annals Missouri botanical garden 93 : 8-23.

Wallace A. R., 1858. On the tendency of varieties to depart indefinitely from the original type. Journal of the Proceedings of the Linnean society of London, 3(9) : 45-62.

Wallace A. R., 1867. Creation by law. Quarterly journal of science 4: 471-488.

Wallace A. R., 1869. The Malay Archipelago: The land of the Orang-utan and the bird of paradise. Macmillan, London.

Wallace A. R., 1876. The geographical Distribution of Animals, Vol. 1, Macmillan, London.

Wallace B., 1970. Genetic Load: Its biological and conceptual aspects. Prentice-Hall, New Jersey.

Wallace B., 1975. Hard and soft selection revisited. Evolution 29 : 465-473.

Wallace B., 1987. Fifty years of genetic load. Journal of heredity 78 : 134-142.

Walsh B. & Lynch M., 2018. Evolution and Selection of Quantitative Traits. Oxford University Press, Oxford.

Wang H., McArthur E.D., Sanderson S.C., Graham J. H., Freeman D.C., 1997. Narrow hybrid zone between two subspecies of big sagebrush (*Artemisia tridentata*: Asteraceae). 4 Reciprocal transplant experiments. Evolution 51 : 95-102.

Wang D-M., Xu H-H, Xue J-Z, Wang Q., Liu L., 2015. Leaf evolution in early-diverging ferns: Insights from a new fern-like plant from the Late Devonian of China. Annals of botany 115 : 1133-1148.

Wani R., 2011. Sympatric speciation drove the macroevolution of fossil cephalopods. Geology, 39: 1079-1082.

Ward P. D. & Bandel K., 1987. Life history strategies in fossil cephalopods. In Boyle P. R. (ed.), Cephalopod Life Cycles, vol. 2 Comparative Reviews. Pp 329-350, Academic Press, London.

Warkentin K.M., 1995. Adaptive plasticity in hatching age: A response to predation risk trade-offs. PNAS USA 92(8) : 3507-3510.

Watanabe T., 1963. Episome-mediated transfer of drug resistance in

Enterobacteriaceae.VI. High-frequency resistance transfer system in *Escherichia coli*. Journal of bacteriology 85 : 788-794.

Watanabe T. & Fukasawa T., 1961. Episome-mediated transfer of drug resistance in Enterobacteriaceae. III. Transduction of resistance factors. Journal of bacteriology 82 : 202-209.

Waxman D. & Gavrilets S., 2005. 20 questions on adaptive dynamics. Journal of evolutionary biology 18(5) : 1139-1154.

Webb S. D., 1991. Ecogeography and the Great American Interchange. Paleobiology 17 : 266-280.

Webb T. J. & Gaston K.J., 2003. Heritability of geographic range sizes revisited: A reply to Hunt et al. The american naturalist 166(1): 136-143.

Webby, B., Paris, F., Droser, M., Percival, I. (eds.), 2004. The great Ordovician biodiversification event. Columbia University Press, New York.

Weese D. J., Schwartz A. K., Bentzen P., Hendry A. P., Kinnison M.T., 2011. Eco-evolutionary effects on population recovery following catastrophic disturbance. Evolutionary applications 4 : 354-366.

Weibel E.R., Taylor C. R., Bolis N. (eds.)., 1998. Principles of Animal Design. Cambridge University Press, Cambridge.

Weismann A., 1891 (1892). Amphimixis or the essential meaning of conjugation and sexual reproduction (Traduction : Poulton E., Shipley A., Gould L., Lankester E., Vines S., Gotch F., Ritchie D.). Essays upon heredity and kindred biological problems, Vol. 2, Clarendon Press, Oxford.

West D. M., 2002. Dental disease of sheep. New Zealand veterinary journal 50: 102-104.

West-Eberhard M. J., 2003. Developmental Plasticity and Evolution. Oxford University Press, Oxford.

Wettstein F., 1927. Die Erscheinung der Heteroploidie, besonders im Pflanzenreich ? Ergebnisse der biologie 2 : 311-356.

White M. J., 1973. Animal Cytology and Evolution. Cambridge University Press, Cambridge.

White M. J., 1978. Modes of Speciation. Freeman W.H., San Francisco, California.

Whitthall J. B. & Hodges S. A. 2007. Pollinator shifts drive increasingly long nectar spurs in columbine flowers. Nature 447 : 706-709.

Wiedmann J., 1973. Upper Triassic heteromorph ammonites. In Hallam A. (ed.), Atlas of Palaeobiogeography. Pp 235-249, Elsevier, Amsterdam.

Wilkins J. S., 2009. Species: A History of the Idea. University of California Press, Berkeley.

Wilkinson G. S. & Adams D. M., 2019. Recurrent evolution of extreme longevity in bats. Biology letters 15 : 20180860 http://dx.doi.org/10.1098/

rsbl.2018.0860

Williams G. C., 1966. Adaptation and Natural Selection: A Critique of some Current Evolutionary Thought. Princeton University Press, New York.

Williams G. C., 1975. Sex and Evolution. Princeton University Press, Princeton.

Williams G. C., 1992. Natural Selection, Domains, Levels, and Challenges. Oxford Series in Ecology and Evolution, Oxford University Press, Oxford.

Williams E. E., 1972. The origin of faunas. Evolution of lizard congeners in a complex island fauna: A trial analysis. Evolutionary biology 6: 47-89.

Willis K. J., Bennett K.D., Walker D. (eds.). 2004. The evolutionary legacy of the ice ages. Philosophical transactions of the royal society of London B359: 157-303.

Wilson E. O., 1993. La Diversité de la Vie. Odile Jacob, Paris.

Wing S. L. & DiMichele W. A. 1995. Conflict between global and local changes in plant diversity through geological time. Palaios 10: 551-564.

Winge O., 1917. The chromosomes: Their number and general importance. Comptes rendus des travaux du laboratoire de Carlsberg 13 : 131-275.

Witkin E.M., 1975. Elevated mutability of polA derivatives of *Escherichia coli* B/r at sublethal doses of ultraviolet light: Evidence for an inducible error-prone repair system (« SOS repair ») and its anomalous expression in these strains. Genetics 79, suppl : 199-213.

Woese C. R., 2002. On the evolution of cells. PNAS USA, 99 (13) : 8742-8747.

Woese C. R., 1998. The universal ancestor. PNAS USA, 95(12) : 6854-6859.

Woese C. R. & Fox G. E., 1977. Phylogenetic structure of the prokaryotic domain: The primary kingdoms. PNAS USA 74(11) : 5088-5090.

Wolf H.G, Wöhrmann K., Tomiuk J., 1987. Experimental evidence for the adaptive value of sexual reproduction. Genetica 72 : 151-159.

Wolf J. B. & Wade M. J., 2009. What are maternal effects (and what are they not) ? Philosophical transactions of the royal society B. Biological sciences 364 : 1107-1115.

Wolfe K. H. & Shields D. C., 1997. Molecular evidence for an ancient duplication of the entire yeast genome. Nature 387 : 708-713.

Wolff G. L., 1978. Influence of maternal phenotype on metabolic differentiation of Agouti locus in the mouse. Genetics 88: 529-539.

Wright D. H., 1983. Species-energy theory: An extension of species-area theory. Oikos 41 : 496-506.

Wright D. H., Currie D. J., Maurer B. A., 1993. Energy supply and

patterns of species richness on local and regional scales. In Ricklefs R., Schluter D. (eds.), Species Diversity in Ecological Communities. Pp 66-74. University of Chicago Press, Chicago.

Wright S., 1929. The evolution of dominance. The american naturalist, 63(689) : 556-561.

Wright S., 1931. Evolution in Mendelian populations. Genetics 16 : 97-159.

Wright S., 1932. The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding and selection in evolution. Pp 356-366 in Proceedings of the sixth international congress on genetics Vol. 1. Brooklyn Botanic Garden, Brooklyn, New York.

Wright S., 1978. Evolution and the genetics of populations, Vol 4: Variability within and among populations. University of Chicago press, Chicago.

Wright S., 1982. The shifting balance theory and macroevolution. Annual review genetic 16 : 1-20.

Wynne-Edwards V.C., 1962. Animal Dispersion in Relation to Social Behavior. Olivier and Boyd, Edinburgh, Scotland.

Yacobucci M. M., 2015. Macroevolution and Paleobiogeography of Jurassic-Cretaceous Ammonoids. In Klug C., Korn D., De Baets K., Kruta I. & Mapes R. H. (eds.), Ammonoid Paleobiology: From Macroevolution to Paleogeography, Part 1. Pp 189-228, Topics in Geobiology, Springer, Berlin.

Zachos J., Pagani M., Sloan L., Thomas E., Billups K., 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. Science 292 : 686-693.

Zaffos A., Finnegan S., Peters S., 2017. Plate tectonic regulation of global marine animal diversity. PNAS USA 114 (22): 5653-5658.

Zhang X. & Cui L., 2016. Oxygen requirements for the Cambrian explosion. Journal of earth science 27(2) : 187-195.

Zhang L., Thibert-Plante X., Ripa J., Svanbäck R., Brännström A., 2019. Biodiversity loss through speciation collapse: Mechanisms, warning signals, and possible rescue. Evolution 73 : 1504-1516.

Zhu M.Y., Li G.X., Zhang J. M., Steiner M., Qian Y., Jiang Z.W., 2001. Early Cambrian stratigraphy of East Yunnan, Southwestern China: A synthesis. Acta palaeontologica sinica 40 (supp.) 4-39.

Zimmer C., 2009. The Tangled Bank: An introduction to evolution. Roberts and company publishers.

Zimorski V., Mentel M., Tielens A., Martin W., 2019. Energy metabolism in anaerobic and Earth's late oxygenation. Free radical biology and medicine 140 : 279-294.

Ziolkowski P. A. & Henderson I., 2017. Interconnections between meiotic

recombination and sequence polymorphism in plant genomes. New phytologist 213 : 1022-1029.

Zuckerkandl E. & Pauling L.B., 1962. Molecular disease, evolution, and genetic heterogeneity. In Kasha M & Pullman B. (eds.), Horizons in Biochemistry. Pp 189-225, Academic Press, New York.

Découvrez plus de Ebooks !